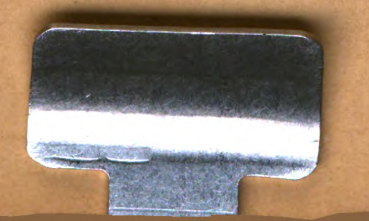


STUDIEN

ÜBER

ENTWICKLUNG DES AMPHIOXUS.

VON

DR. B. HATSCHEK,
PRIVATDOCENT AN DER UNIVERSITÄT ZU WIEN.

Mit 9 Tafeln.

WIEN, 1881.

ALFRED HÖLDER,
K. K. HOF- UND UNIVERSITÄTS-BUCHHÄNDLER,
Rothenthurmstrasse 15.

(Separat-Abdruck aus den Arbeiten des Zoolog. Instituts zu Wien, Tom. IV., Heft 1.)

Studien

über

Entwicklung des Amphioxus

von

Dr. B. Hatschek,

Privatdocent an der Universität zu Wien.

Einleitung.

Vorbemerkungen.

Die Untersuchungen Kowalevsky's über die Entwicklungsgeschichte des Amphioxus, die im Jahre 1867 veröffentlicht wurden, erregten damals das lebhafteste Interesse der Zoologen. Wir können diese Arbeit geradezu als den Anfang der neuen Epoche in der vergleichenden Embryologie bezeichnen, welche durch dieselbe angebahnt und durch die ausgedehnten ferneren Forschungen Kowalevsky's so mächtig gefördert, ja man kann sagen, durch diese allein begründet wurde.

Durch spätere Ergänzungen und Berichtigungen seiner ersten Angaben hat Kowalevsky neue Thatsachen aufgedeckt, welche die Aufmerksamkeit, die ganz allgemein der überaus wichtigen Entwicklungsgeschichte des Amphioxus zu Theil geworden war, in erhöhtem Masse fesselte.

Von vielen Seiten war eine Nachuntersuchung und eingehende Prüfung der für viele theoretische Fragen so bedeutungsvollen Thatsachen als lebhaftes Bedürfniss empfunden. Vielfach angestellte Versuche, die Entwicklungsgeschichte des Amphioxus wieder zu studiren, scheiterten an der Schwierigkeit, das Unter-



suchungsmateriale zu beschaffen. Denn Amphioxus gehört wohl an vielen Orten zu den häufigen Thieren, es ist aber schwer, denselben in den Aquarien zur Ablage der Eier zu bringen und überhaupt das embryologische Materiale zu erlangen.

Es gelang mir nun im Jahre 1879 den von mir schon lange gehegten Plan, die Entwicklung des Amphioxus zu studiren, zur Ausführung zu bringen, indem ich das anderwärts schwer zu beschaffende Materiale in Messina in reicher Fülle vorfand.

In der Nähe des Fischerdorfes Faro, am nördlichen Eingange der Meerenge von Messina gelegen, findet sich ein kleiner, mit dem Meere nur durch einen engen Graben zusammenhängender Salzsee, von den Fischern Pantano genannt, in welchem Amphioxus in zahlloser Menge den Sand des Ufers bewohnt.

In diesem abgeschlossenen Becken findet man leicht sowohl die abgelegten Eier, als auch alle Entwicklungsstadien in grosser Menge.

Ich habe zehn Wochen, von Anfang April bis Mitte Juni 1879 an diesem Orte zugebracht, und dort sowohl an lebendem Material, als auch mit Zuhilfenahme von Reagentien und durch Querschnitte die Embryonalentwicklung des Amphioxus studirt. An reichlich conservirtem Materiale habe ich weiterhin im Laufe des nächsten Jahres die noch fehlenden Details durchgeprüft.

Wenn nun auch meine Resultate im Wesentlichen nur eine Bestätigung der Kowalevsky'schen Entdeckungen bilden, so wird doch, wie ich glaube, durch die Lückenlosigkeit der Untersuchung, durch Berichtigung mancher irriger Details und einige wesentliche, neu aufgedeckte Thatsachen unsere Kenntniss dieser wichtigen Entwicklungsgeschichte so weit gefördert, dass die ausführliche Veröffentlichung dieser Untersuchungen begründet erscheint.

Historischer Ueberblick.

Unsere bisherigen Kenntnisse über die Entwicklung des Amphioxus beruhen hauptsächlich auf den Untersuchungen Kowalevsky's. Nur einige Angaben über ältere Larvenstadien von Max Schultze[1]) und von Leuckart und Pagenstecher[2]) lagen

[1]) Zeitschr. f. wiss. Zoologie. 1852, pag. 416.

[2]) R. Leuckart und Alex. Pagenstecher, Untersuchungen über niedere Seethiere. 1. Amphioxus lanceolatus, Arch. f. Anat. und Phys., herausgegeben von J. Müller, 1858, pag. 558—569.

aus früherer Zeit vor; doch waren diese Stadien bei der Unvollständigkeit der Untersuchung, da sowohl die Kenntniss der Embryonalentwicklung, als auch des Ueberganges zu dem entwickelten Thiere fehlte, nicht ganz richtig aufgefasst worden. So hatten die Angaben Max Schultze's für die Kenntniss der Larven nur wenig Werth. Durch die Angaben von Leuckart und Pagenstecher aber lernten wir die merkwürdige Asymmetrie der Larven näher kennen und auch viele Details, deren Bedeutung freilich erst zum Theil durch Kowalevsky aufgeklärt wurde, zum Theil auch jetzt noch der Erörterung bedarf.

Die ersten Angaben Kowalevsky's sind in einer weniger bekannten, vorläufigen, russisch geschriebenen Mittheilung (1865) niedergelegt; sodann folgte die berühmte ausführliche Abhandlung über Entwicklungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus.[1])

Diese Abhandlung Kowalevsky's gibt uns ein Bild des ganzen Entwicklungsganges mit vielen werthvollen Detailangaben; sie machte uns vornehmlich mit der Furchung, der Gastrulabildung des Amphioxus und mit der merkwürdigen Organisation der asymmetrischen Larven bekannt. Ferner wurde in dieser Arbeit die Bedeutung der bisher als Leibeshöhle gedeuteten Kiemenhöhle klargelegt und damit ein grosser Fortschritt in der Auffassung der vergleichenden Anatomie dieses Thieres begründet.

Einige sehr wichtige Punkte aber waren in dieser ersten Abhandlung nicht richtig dargestellt und wurden von Kowalevsky in einer anderen, nicht minder wichtigen Abhandlung corrigirt, die eine schätzbare Ergänzung seiner ersten Publicationen bildet. Diese Abhandlung wurde in den Schriften der Naturforscher-Gesellschaft in Kiew[2]) veröffentlicht. Die in derselben niedergelegten Thatsachen wurden, da die Arbeit in russischer Sprache geschrieben ist, den Zoologen anderer Nationalität weniger bekannt. Kowalevsky veröffentlichte daher die Resultate dieser Arbeit nochmals in deutscher Sprache im Archiv für mikroskopische Anatomie 1876.[3]) Diese neueren Untersuchungen machen uns mit dem sehr wichtigen Modus der Meso-

[1]) A. Kowalevsky, Entwicklungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus, Mém. de l'acad. imp. desc. de St. Petersbourg, 1867.

[2]) A. Kowalevsky, Zur Entwicklung des Amphioxus (neuere Studien), Schriften der Naturforschergesellschaft in Kiew. Band 1, pag. 327. 1870.

[3]) A. Kowalevsky, Weitere Studien über die Entwicklungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus, nebst einem Beitrage zur Homologie des Nervensystems der Würmer und Wirbelthiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIII. 1876.

dermbildung, der Entwicklung der Chorda aus dem Endoderm, den Details der Entwicklung des Medullarrohres, dem Schicksale des Gastrulamundes (Neurointestinalrohr) bekannt.

Ich finde es nicht für passend, an dieser Stelle die gesammten, allgemein bekannten Resultate Kowalevsky's nochmals ausführlich mitzutheilen; ich werde aber in jedem einzelnen Abschnitte dieser Arbeit die Beobachtungen Kowalevsky's in Kürze referiren und auf Differenzen, die meine eigenen Untersuchungen ergeben haben, hinweisen.

Bemerkungen über die untersuchte Species.

Es ist nicht meine Absicht, hier im Allgemeinen die Frage zu entscheiden, inwiefern die verschiedenen Species der Gattung Amphioxus, die von den Systematikern aufgestellt wurden, ihre Berechtigung haben, sondern ich will nur klarstellen, wie sich die von mir untersuchte Species zu der von Neapel, welche das Untersuchungsmateriale Kowalevsky's bildete, verhält, und ich thue das vornehmlich aus dem Grunde, weil vielleicht einige, gewiss aber nur untergeordnete Differenzen unserer Beobachtungen in einer Verschiedenheit der Species ihre Begründung finden könnten.

Der Amphioxus vom Faro ist von dem Neapels unzweifelhaft verschieden. Ich habe zwar meine Untersuchung nicht auf Detailcharaktere des erwachsenen Thieres ausgedehnt und kann daher hier nur dasjenige erwähnen, was mir im Allgemeinen bei der Beschäftigung mit diesen Thieren aufgefallen ist.

Schon Dr. Eisig, der mich am Faro im Juni 1879 besuchte, machte bei Besichtigung des dort vorkommenden Amphioxus die Bemerkung, dass er durch bedeutendere Grösse und viel mächtiger entwickelte, strotzende Geschlechtsorgane von der Neapler Form sich unterscheide.

Ich habe selbst beobachtet, dass der Amphioxus vom Faro während der Laichperiode beinahe nur in gleich grossen und von Geschlechtsproducten strotzenden Exemplaren gefunden wird. Nur selten findet man etwas kleinere und noch nicht vollkommen geschlechtsreife Individuen, die aber doch immer noch zwei Drittheile der Länge der ausgewachsenen Exemplare besitzen.

Die Neapler Form zeichnet sich durchwegs durch viel geringere Grösse und durch eine etwas hellere Färbung aus; auch ist die Form bedeutend schlanker, namentlich wegen der geringer entwickelten Geschlechtsorgane. Ferner war mir ein Verhältniss auffallend, das auf eine ganz verschiedene Entwicklungs-

dauer schliessen lässt. Während sich nämlich am Faro nur unbedeutend kleinere Individuen unter den geschlechtsreifen fanden, abgesehen von den pelagisch lebenden Larven, wurden mir in Neapel zur Zeit der Laichung Individuen von der verschiedensten Grösse gebracht und unter anderen so kleine (die nur einen Bruchtheil der Länge der entwickelten massen), wie ich sie am Faro niemals beobachtet hatte.

Diese Verhältnisse weisen auf eine mindestens verschiedene Varietät hin. Vielleicht wird eine nähere Untersuchung specifische Unterschiede ergeben.

Specieller Theil.

Ich vermeide in dem speciellen Theile dieser Abhandlung, in welchem die Beobachtungen in rein descriptiver Weise niedergelegt sind, so viel als möglich jede theoretische Bemerkung.

Die theoretischen Erörterungen finden in dem allgemeinen Theile, welcher den Schluss dieser Abhandlung bildet, ihren Platz.

Wir wollen die Entwicklungsgeschichte des Amphioxus in die Embryonalentwicklung und in die Larvenentwicklung eintheilen. Zur Embryonalentwicklung wollen wir alle jene Stadien rechnen, die, wenn sie auch die Eihülle verlassen haben und vermittelst ihres Flimmerkleides frei umherschwimmen, doch noch auf Kosten des im Ei aufgespeicherten Materiales sich entwickeln.

Die Embryonalentwicklung unterscheidet sich durch die Raschheit der Entwicklungsvorgänge, welche in 48 Stunden ablaufen, von der Larvenentwicklung, die Monate in Anspruch nimmt.

I. Embryonalentwicklung.

Ueber die Untersuchungsmethoden und die Beschaffung des Materiales.

Ich werde die angewendeten Untersuchungsmethoden in dieser Arbeit etwas ausführlicher schildern, mit Rücksicht auf die bedeutende Erleichterung und auf die Zeitersparniss, welche daraus einem Nachuntersucher erwachsen möchte. Vornehmlich mit Rücksicht darauf ist dieses Capitel geschrieben und es kann daher von allen, die nicht selbst die Entwicklungsgeschichte des Amphioxus studiren wollen, übergangen werden, es sei denn, dass der Leser aus den Methoden ein Urtheil über die Zuverlässigkeit der Untersuchung schöpfen wollte, oder vielleicht auch manche allgemein anwendbare Untersuchungsmethode herausfinden möchte.

Ich war vor allem bestrebt, so vollständig als möglich alles dasjenige, was am lebenden Objecte zu sehen ist, zu studiren.

Es erwies sich aber auch die Anwendung von Reagentien als unumgänglich nothwendig, und zwar aus mehreren Gründen. Schon die lebhafte Bewegung der bewimperten Embryonen macht

die Anwendung von tödtenden Reagentien wünschenswerth, um das Object in Ruhe und auch beliebig von allen Seiten betrachten zu können. Das letztere wird leicht dadurch erreicht, dass man die durch Wachsfüsschen unterstützten Deckgläschen vorsichtig verschiebt und so das todte Object, ohne es zu drücken, wälzt. Man kann so einen und denselben Embryo von verschiedenen Seiten betrachten und verschiedene optische Durchschnitte von demselben erhalten, was in allen Stadien von grosser Wichtigkeit ist. Ferner treten durch die Behandlung mit Reagentien viele Structureigenthümlichkeiten, namentlich der zellige Bau in gewissen Stadien schärfer hervor, und es ist so ermöglicht, einen besseren Einblick in den Bau des Embryos zu erlangen.

Eine dritte, sehr wichtige Methode ist die Zerlegung der Embryonen in Querschnitte. Ich habe mich nicht damit begnügt, einzelne Querschnitte herzustellen, sondern möglichst ununterbrochene Querschnittsserien angefertigt und die bedeutenden Schwierigkeiten, die sich bei so kleinem Objecte ergeben, nicht gescheut, da ich die Zerlegung in eine ununterbrochene Reihe von Schnitten für unumgänglich nothwendig zur genauen Erkenntniss des Baues hielt.

Die angewendeten Reagentien und Methoden waren nicht für alle Stadien dieselben.

Die Furchung habe ich zunächst vollkommen nach dem lebenden Objecte studirt, und es würde diese Methode für diesen Abschnitt der Entwicklung ganz ausreichend sein, wenn nicht der ungünstige Umstand, dass die Furchung zur Nachtzeit verläuft und daher nur bei künstlicher Beleuchtung studirt werden kann, eine Controlle der Beobachtung durch Untersuchungen an conservirtem Materiale, die bei Tage vorgenommen werden, wünschenswerth erscheinen liesse.

Meine Zeichnungen der Furchungsstadien sind sämmtlich mit der Camera lucida nach dem lebenden Objecte entworfen, was freilich wegen der doppelten Beleuchtung für Mikroskop und Zeichnung einige Schwierigkeiten machte und für das Auge anstrengend war. An conservirtem Materiale habe ich diese Ergebnisse nur überprüft.

Bei dem Studium der Furchung ist es besonders wichtig durch vorsichtiges Verschieben des Deckgläschens die Objecte von verschiedenen Seiten zur Anschauung zu bringen und namentlich sich in Bezug auf die vom animalen zum vegetativen Pole gezogene Hauptachse zu orientiren.

Zur Conservirung der Furchungsstadien erwies sich die Kleinenberg'sche Pikrinschwefelsäure als recht zweckentsprechend, da die Form- und Lagerungsverhältnisse der Furchungselemente durch dieselbe nicht verändert werden.

Ich hatte eine Reihe von Uhrschälchen aufgestellt, die mit Pikrinschwefelsäure nahezu gefüllt waren. In dieselben wurde in den entsprechenden Zeitintervallen, sobald ein neues charakteristisches Stadium aufgetreten war, eine kleine Pipette voll von den durchwegs gleichalterigen Individuen geschüttet. Diese Reihe von Uhrschälchen, die lückenlos die aufeinander folgenden Furchungsstadien enthielt, wurde erst am nächsten Morgen weiter behandelt. Nach den bekannten Angaben Kleinenberg's wurden die Objecte zum Zwecke der Entfernung der Pikrinschwefelsäure in Alkohol gewaschen und zuletzt in etwas verdünntem Alkohol aufbewahrt. Aus dieser conservirten Reihe von Furchungsstadien konnte ich auch noch nach Verlauf eines Jahres brauchbare Präparate anfertigen. Man kann aus den Gläschen mit einer Saugpipette eine beliebige Anzahl Furchungsstadien herausheben, die, mit Glycerin aufgehellt, Präparate liefern, die nahezu das Bild des lebenden Objectes bieten. Ich kenne kein Object, von welchem man so schön geeignete Demonstrationspräparate erlangen könnte.

Die Anwendung von Färbungsmethoden halte ich für überflüssig. Osmiumsäure schwärzt die Elemente in diesen frühen Stadien, wo die Dotterkörnchen noch sehr zahlreich sind, viel zu tief und macht sie bleibend undurchsichtig.

Die Stadien der Einstülpung der Blastula und der Schliessung des Gastrulamundes sind wohl am besten am lebenden Objecte zu studiren, da sie genügend durchsichtig sind und man an denselben auch die einzelnen Zellen und die Zellkerne ganz deutlich unterscheiden kann.

Von Wichtigkeit ist die Behandlung mit Reagentien wieder von jenen Stadien an, wo die Ursegmentbildung beginnt. Es sind da die histologischen Elemente und auch die anderen Details am lebenden Objecte nicht deutlich genug zu unterscheiden. Mit der Pikrinschwefelsäure, die sich für die Furchungsstadien als ganz brauchbar erwies, konnte ich hier keine guten Resultate erzielen. Dagegen trat hier die Osmiumsäure in ihre Rechte ein.

Die Behandlung der Embryonen war eine verschiedene, je nachdem das ganze Object studirt werden sollte, oder die Anfertigung von Schnitten beabsichtigt war.

Ich will zunächst die Behandlung zum ersteren Zwecke mittheilen. Die Stadien vom Beginne der Ursegmentbildung bis zur Abgrenzung von drei Ursegmenten wurden etwas anders behandelt als die späteren, da sie durch den reichlicheren Gehalt an Dotterkörperchen sich gegen die Reagentien anders verhalten. Ich habe die in Seewasser unterhalb des Deckgläschens befindlichen

Embryonen (bis zum Stadium mit drei Ursegmenten) durch Zufliessenlassen eines Tropfens von halbprocentiger Ueberosmiumsäure, getödtet und bei beginnender schwacher Bräunung verdünntes Glycerin vorsichtig zugesetzt. Diese Behandlung ist so zu regeln, dass erstens die Bräunung nicht zu tief wird, wodurch die Objecte zu undurchsichtig würden; zweitens ist auch darauf zu sehen, dass die Form des lebenden Objectes vollkommen beibehalten werde, ohne dass Schrumpfung eintritt. Es lässt sich dies durch Controle der Veränderungen unter dem Mikroskope erzielen. Ich habe diese Präparate, deren Deckgläschen durch Wachsfüsschen unterstützt waren, nicht mit Lack umrandet, um die Objecte beliebig durch Verschieben des Deckgläschens wenden zu können. Die Präparate hielten sich auch so ein Jahr und länger. Carminfärbung erwies sich hier als überflüssig, da auch ohne dieselbe die hellen Kerne ganz deutlich zu unterscheiden sind. Zudem wurden durch Färbung die Objecte zu undurchsichtig, so dass dieselbe nur hinderlich erschien. Für die späteren Stadien aber fand ich eine auf die Osmiumsäure folgende Behandlung mit Beal'schem oder Pikro-Carmin sehr erspriesslich, da die Deutlichkeit der Bilder durch die Carminfärbung bedeutend gewann; ja von den Stadien mit acht Ursegmenten an kann ich die Carminfärbung als unumgänglich nothwendig bezeichnen. Die mit Carmin gefärbten Objecte wurden ebenfalls in Glycerin aufgehellt; daneben habe ich auch in Canadabalsam aufbewahrte Präparate angefertigt.

Es erübrigt die Behandlung der Embryonen zum Zwecke der Anfertigung von Schnitten mitzutheilen. Ich habe zahlreiche Schnittserien von jenem Stadium an angefertigt, wo der Gastrulamund bedeutend verkleinert und der Rücken abgeflacht wird. Von den früheren rundlichen Stadien kann man optische Durchschnitte des lebenden Objectes in allen Richtungen erhalten, und es erweist sich eine Anfertigung von künstlichen Querschnitten als überflüssig, und sie liefert auch keine neuen Resultate. Zur Anfertigung der Durchschnitte habe ich alle Embryonen zuerst mit Ueberosmiumsäure, dann mit Carmin (Beal'schem oder Pikro-Carmin) behandelt und dann in Alkohol successive gehärtet. Besonders sorgfältig ist darauf zu achten, dass die Behandlung mit Ueberosmiumsäure nicht zu schwach sei, weil sonst die Embryonen ihre Form verändern, wobei sich oft das Exoderm von den inneren Massen blasig abhebt, und auch nicht zu stark, weil in diesem Falle die Embryonen im Alkohol später so sehr nachdunkeln, dass sie selbst für die Schnittmethode nahezu unbrauchbar werden. Es ist gut,

stets bei Behandlung einer grösseren Anzahl von Embryonen einige Individuen nach der Osmiumsäure und nach der Carminfärbung probeweise unter dem Mikroskope zu prüfen.

Bei der grossen Raschheit der Entwicklung ist es gut, sehr viele Stadien zu conserviren. Ich habe in den frühen Stadien bis zu dem Stadium des neunten Ursegmentes in sehr kurzen Zeiträumen, ja sogar jede halbe Stunde conservirt. Später genügt es in grösseren Zeitintervallen zu conserviren, da sich der Embryo selbst in mehreren Stunden nur unbedeutend verändert.

Vom Stadium mit Mund und erster Kiemenspalte an wurden die Embryonen nicht mehr in Gläsern gezüchtet, sondern pelagisch gefischt.

Ich will die Procedur, wie ich sie vorgenommen habe, hier etwas ausführlicher schildern. Mit einer kleinen Saugpipette werden die Embryonen, die in den frühesten Stadien innerhalb der Eihülle auf dem Boden des Glases liegen, sobald sie aber die Eihülle verlassen, in die Höhe steigen und auf der dem Lichte abgewendeten Seite des Glases unmittelbar unter der Oberfläche des Wassers sich in dichtem Schwarme ansammeln, in kleine Uhrschälchen übertragen. Man kann so in einem kleinen Uhrschälchen voll Seewassers mehrere hundert Embryonen beisammen haben. Es werden nun in das Uhrschälchen einige Tropfen (ungefähr 10) einer halbprocentigen Ueberosmiumsäurelösung zugesetzt. Die Menge derselben ist erfahrungsgemäss zu modificiren, sowie auch die Dauer der Einwirkung. Sodann wird der ganze Inhalt des Uhrschälchens rasch in ein kleines cylindrisches Gläschen geschüttet. Man lässt die Embryonen darin sich zu Boden setzen und schüttet das Seewasser vorsichtig so weit als möglich ab. Sodann wird eine genügende Menge Carmin zugeschüttet, so dass die Embryonen davon reichlich bedeckt sind. Die für die Anfertigung von Schnitten bestimmten Embryonen wurden einer recht intensiven Färbung unterzogen, wozu immerhin ungefähr 5 Minuten ausreichen. Die Auswaschung des Carmins wird in dem Gläschen selbst bewerkstelligt. Man schüttet so viel Wasser zu, bis das Gläschen voll ist. Wenn die Embryonen zu Boden gesunken sind, wird vorsichtig so viel wie möglich von der verdünnten Farbflüssigkeit weggeschüttet und diese Procedur mehrmals wiederholt, bis das Wasser keine Carminfärbung mehr zeigt. Dann wird allmälig zuerst schwacher, dann stärkerer Alkohol zugesetzt, zuletzt auch dieser entfernt und die Embryonen in absolutem Alkohol aufbewahrt. Die Nachwirkung der Ueberosmiumsäure macht sich namentlich im Laufe der Zeit durch tieferes Nachdunkeln der Embryonen, manchmal sogar etwas unangenehm bemerkbar..

Das Object wurde vor der Conservirung stets lebend untersucht, um das Stadium genau zu bestimmen, und das Gläschen mit einer Nummer bezeichnet, da an den dunkel gefärbten mit Reagentien behandelten Embryonen eine genaue Bestimmung des Stadiums nicht so leicht wie früher möglich ist. Zugleich wurde ein Protokoll geführt, in welchem das Stadium, wie es durch Untersuchung des lebenden Objectes festgestellt wurde, genau mit Beziehung auf die Nummer bezeichnet wurde. Ich sammelte auf diese Art sehr vollständige Reihen zu Schnitten vorbereiteter Embryonen in ununterbrochener Aufeinanderfolge.



Bei Anfertigung der Schnitte selbst handelt es sich vor Allem darum, die Embryonen in der Einbettungsmasse vollkommen genau in Bezug auf die Schnittrichtung zu orientiren. Der Embryo wird aus absolutem Alkohol auf einen Objectträger gelegt und mit einem Tropfen Nelkenöl aufgehellt. Das Nelkenöl wird über den ganzen Objectträger ausgebreitet, so dass der Embryo nur benetzt daliegt; sodann werden vorsichtig einige Tropfen nicht zu stark erwärmter Wachs-Oelmischung auf den Embryo geschüttet. Man kehrt nun den Objectträger um und sieht durch denselben den dunkeln Embryo von der weissen Wachsmasse sich scharf abheben. Es ist leicht, durch Drehen der leicht verschiebbaren Wachsplatte den Embryo mit der Längsrichtung des Objectträgers parallel zu richten. Ich habe dies stets unter der Loupe möglichst genau ausgeführt. Nun wird der Objectträger wieder umgedreht und noch so viel Wachsölmischung zugeschüttet, dass man eine den ganzen Objectträger bedeckende Platte erhält. Dieselbe wird, nachdem sie erkaltet ist, von dem Objectträger abgeschoben, was immer ganz gut gelingt, wenn derselbe mit Nelkenöl überall benetzt war. Es wird nun, wenn man will unter dem Mikroskope, die Lage des Embryos genau geprüft, und wenn dieselbe mit der Längsrichtung des Wachsstückes nicht vollkommen übereinstimmt, durch paralleles Beschneiden desselben reparirt. Sodann führe ich genau zu beiden Seiten des Embryos einen Nadelstich durch die Wachsplatte, um die Lage desselben zu markiren. Hierauf wird zunächst auf den Embryo vorsichtig ein Tropfen wenig erwärmter Wachsmasse aufgesetzt und nach Erstarren desselben die ganze früher dem Objectträger zugekehrte Fläche mit Wachs übergossen. Um zu vermeiden, dass die beiden Wachsplatten, zwischen welchen nun der Embryo liegt, wieder auseinanderfallen, was manchmal zu geschehen pflegt, wird die Wachsmasse, natürlich nur in einiger Entfernung vom Embryo, mit einer heissen Nadel mehrfach durchstochen.

Die Schnittserien wurden ohne Mikrotom aus freier Hand angefertigt, was bei so kleinen Objecten bei einiger Uebung ganz leicht gelingt. Es wurde in Alkohol geschnitten. Es ist beim Schneiden darauf zu achten, dass man die Stelle, wo der Schnitt liegt, genau merke. Das betreffende Wachsstückchen wird mit einer Nadel von dem flach auf den Objectträger gelegten Messer weggeschoben. Der Schnitt wird nun mit einem Tropfen absoluten Alkohols behandelt, und nach Entfernung des überflüssigen Alkohols wird ein Tropfen Nelkenöl zugesetzt. Dieses ist, da es nur schwer verdunstet, und der Schnitt darin längere Zeit liegen bleiben kann, anderen Mitteln vorzuziehen. Man kann zunächst die ganze Schnittserie in Nelkenöl liegen lassen.

Die Entfernung des Wachses geschieht nun dadurch, dass der Objectträger über einer Weingeistlampe erwärmt wird. Das erwärmte Nelkenöl löst das Wachs sehr rasch auf. Nach Entfernung des überflüssigen Nelkenöls (man kann den Schnitt leicht mittelst einer Nadel aus dem erwärmten Nelkenöltropfen herausführen) wird der Schnitt in Canadabalsam aufbewahrt.

Die Laichung des Amphioxus beginnt wohl in den ersten warmen Frühlingstagen, nach meiner Beobachtung schon in den letzten Tagen des März, und dauert wohl durch den ganzen Sommer; doch ist sie, wie wir weiterhin auseinandersetzen werden, von den Witterungsverhältnissen abhängig, so dass man im April bei anhaltend schlechtem Wetter auch vierzehn Tage lang

vergebens auf eine Laichung warten kann. Ich halte es daher für denjenigen, welcher beabsichtigt die Entwicklungsgeschichte des Amphioxus am Faro zu studiren, für am besten, Anfangs Mai dahin zu gehen, wo man sicher ist, einige schöne Tage zu haben, an welchen dann die Laichung massenhaft erfolgt. Am ausgiebigsten ist die Laichung immer, wenn auf eine längere Periode kalten und stürmischen Wetters einige warme Tage folgen, wo sie meist schon am zweiten oder dritten schönen Tage eintritt.

Die Befruchtung die ich selbst noch nicht genauer verfolgt habe, kann man am besten studiren, wenn man an einem solchen warmen Nachmittage die Thiere aus dem Ufersande holt, worauf sie in den Gläsern massenhaft laichen.

Zum Studium der Furchung ist es besser, im Pantano selbst unter natürlichen Verhältnissen abgelegte Eier nach Sonnenuntergang pelagisch zu fischen und in den Gläsern weiter entwickeln zu lassen. Man darf nicht zu viele Eier in ein Glas thun, da man sonst leicht abnorme Stadien erhält. Die Furchung selbst lässt sich nur des Nachts studiren. Ich habe, um mich von der normalen Beschaffenheit der späteren Stadien zu überzeugen, auch um 12 Uhr Nachts pelagisch gefischt, wo ich dann die älteren Furchungsstadien fand.

Um die Schliessung des Gastrulamundes an vollkommen normalen Stadien zu verfolgen, ist es gut, am nächsten Morgen nach der Laichung nochmals pelagisch zu fischen, wo man dann in den frühen Morgenstunden die Embryonen auf einem Stadium mit weit offenem Gastrulamunde, etwas jünger als in Fig. 26 vorfindet. Diese am Morgen des ersten Tages gefischten Embryonen entwickeln sich mit Ausnahme derjenigen, welche etwa vom Netze verletzt wurden, alle sehr sicher und vollkommen normal weiter.

Ich erhielt so leicht eine grosse Menge vollkommen normal entwickelter Embryonen, alle genau auf gleichem Stadium, die sich dann in meinen Gläsern auch ganz normal weiter entwickelten, wie eine fortwährende Vergleichung mit den im Pantano gefischten weiteren Stadien lehrte. Die Eier sind vom Gastrulastadium an gegen die äusseren Einflüsse viel weniger empfindlich als unmittelbar nach der Ablage der Eier und während der Furchung.

Ich konnte an diesem Materiale wieder die Entwicklung an continuirlich aufeinanderfolgenden Stadien weiter verfolgen, wobei in Bezug auf die Menge des Materiales und auf die Gleichaltrigkeit der Stadien so günstige Verhältnisse vorlagen, wie sie nur in wenig anderen Fällen, zum Beispiel durch künstliche Befruchtung zu erzielen sind.

Im Laufe des Vormittags kann man die Gastrulaschliessung verfolgen, die hauptsächlich am lebenden Objecte zu studiren ist.

Die Bildung der ersten Ursegmente, die weiterhin erfolgt, geht so rasch vor sich, dass man diesen Vorgang jedenfalls mehrfach am lebenden Objecte und an conservirten Präparaten studiren muss, um ihn vollkommen zu verstehen.

Die Entwicklung geht besonders am ersten Nachmittag sehr rasch vorwärts, so dass die Untersuchung des Objectes kaum mit der Raschheit der Entwicklung gleichen Schritt halten kann.

In den nächsten Stunden geht die Entwicklung immer langsamer und langsamer vor sich. Nach Ablauf von ungefähr zweimal vierundzwanzig Stunden ist es zur Bildung von Mund und erster Kiemenspalte gekommen, die das Ende der Embryonalentwicklung bezeichnen. Um alle Stadien, die bis dahin führen, zu studiren, muss man wohl einige Nächte zu Hilfe nehmen. Durch veränderte Schnelligkeit der Entwicklung, die mit dem Unterschiede der Temperaturverhältnisse zusammenhängt, wird es wohl bedingt, dass man bei wiederholter Untersuchung beinahe alle Stadien mit Ausnahme der in der ersten Nacht verlaufenden bei Tage zu sehen bekommt, denn bei nicht kalter Witterung ist die Entwicklung am Schlusse des ersten Tages nahezu so weit wie bei kalter Witterung am Schlusse der zweiten Nacht; immerhin ist es aber rathsam, um sich ein continuirliches Bild der Entwicklung zu verschaffen, die Embryonen einer Laichung vom Gastrulastadium an durch 36 Stunden zu verfolgen.

Ich habe auch, um die vollkommen normale Beschaffenheit aller Stadien zu controliren, aus dem Pantano gefischte Embryonen aller Entwicklungsstufen studirt.

Nach Durchbruch von Mund und erster Kiemenspalte konnte ich die Larven noch längere Zeit in den Gläsern lebendig erhalten. Doch ist ihre Entwicklung im Vergleich zu den im Pantano aufwachsenden, wie nicht anders zu erwarten ist, eine verkümmerte.

Ich habe es daher vorgezogen, die Organisation der Larven und die weitere Entwickluug derselben an pelagisch gefischten Individuen zu untersuchen.

Über die Laichung und die embryonale Entwicklungsdauer.

A.) Die Laichung.

Ich hatte schon im October 1878, um mich über die Verhältnisse, unter welchen Amphioxus am Faro vorkommt, zu orientiren, die Oertlichkeit aufgesucht und den Zustand der Thiere in Bezug auf die Geschlechtsreife geprüft. Zu dieser Jahreszeit

nun waren die Geschlechtsproducte noch nicht vollständig gereift und bei Befischung des Pantano mit dem Müller'schen Netze fanden sich im Auftriebe weder Entwicklungsstadien noch auch junge Individuen von Amphioxus vor. Auch den ganzen Winter hindurch ergab eine mehrmals wiederholte Untersuchung dasselbe Resultat. Nur schritt die Reifung der Geschlechts-Producte langsam fort.

Als ich dann am 3. April 1879 mit dem Müller'schen Netze die Oberfläche des Pantano befischte, fand ich im Auftriebe zahlreiche embryonale Entwicklungsstadien und Larven mit Mund und erster Kiemenspalte. Es musste nach meinen späteren Erfahrungen über die Entwicklungsdauer schon ungefähr acht Tage früher die erste Laichung stattgefunden haben.

Die Laichung dauerte während meiner ganzen Anwesenheit bis Mitte Juni fort und ich vermuthe, dass sie noch längere Zeit hindurch anhält.

Die Laichperiode beginnt also wenigstens bei dem Amphioxus von Faro etwas früher als dies Kowalevsky angegeben hat, der in Neapel am 18. Mai zum ersten Male die Eierablage an seinen in Aquarien gehaltenen Thieren beobachtete.

Die Laichung ist in merkwürdiger Weise von den Witterungsverhältnissen und der Tageszeit abhängig. Bei kühlem und stürmischem Wetter musste ich wochenlange vergebens auf eine Laichperiode warten. Folgten dann warme, sonnige Tage, so konnte man schon am zweiten oder dritten Nachmittag bei den aus dem Sande des Ufers hervorgeholten Thieren weiblichen Geschlechtes durch die dünne Körperwand durchschimmernde, in der Athemhöhle befindliche Eiermassen unterscheiden. Sogleich begannen auch die in Gläser gesetzten Thiere ihre Geschlechtsproducte durch die Mundöffnung auszustossen. Die Männchen entleerten ganze Wolken von Sperma und die Weibchen ebenso die Eier in solcher Menge, dass noch zahlreiche an ihren Mundcirren hängen blieben.

Die Geschlechtsproducte gelangen wahrscheinlich durch Berstung der Follikelwand in die angrenzende Kiemenhöhle und von da aus durch die Kiemenspalten in das Innere des Kiemendarms, um von da durch den Mund nach aussen befördert zu werden. Ich kann die Angabe von Kowalevsky, dass die Geschlechtsproducte von Amphioxus durch den Mund entleert werden — eine Angabe, die mit Unrecht angezweifelt wurde — vollkommen bestätigen.

Man konnte also an einem solchen warmen Nachmittag durch Störung der Thiere dieselben zur Ausstossung der in der Athemhöhle aufgespeicherten Geschlechtsproducte veranlassen. Ohne diesen Eingriff aber behielten sie die Geschlechtsproducte noch bis zum Abend bei sich.

Man konnte bei Befischung der Oberfläche mit dem pelagischen Netze am Tage nichts von ausgestossenen Geschlechtsproducten des Amphioxus vorfinden. Mit dem Sonnenuntergange aber begann längs der ganzen Uferstrecke, wo der Amphioxus im Sande lebt, nahezu gleichzeitig die Laichung, so dass mit dem Müller'schen Netze die Eier in ungeheurer Menge gefischt werden konnten. Die Laichung geht bei Beginn der Dunkelheit mit grosser Raschheit vor sich, so dass alle Embryonen im Pantano in den nächsten 24 Stunden und auch noch am nachfolgenden Tage stets auf dem gleichen Entwicklungsstadium gefunden werden.

Wir haben gesehen, dass die Laichung in Abhängigkeit von den Witterungsverhältnissen und der Temperatur steht. Ebenso scheinen andere Einflüsse verhindernd zu wirken; so konnte ich von den in Gläsern gehaltenen, von Geschlechtsproducten strotzenden Individuen, die sich da offenbar unter ungünstigen Verhältnissen befanden, viele Wochen hindurch keine Ablage der Geschlechtsproducte erzielen.

B.) Dauer der embryonalen Entwicklung.

Die Entwicklung des Amphioxus lässt sich, wie schon erwähnt, in zwei Hauptabschnitte theilen. Den ersten Abschnitt der Entwicklung kann man füglich als embryonale Entwicklung bezeichnen, da in demselben die Entwicklung auf Kosten des in der Eizelle gegebenen Nahrungsmateriales vor sich geht.

In dieser ersten Periode geht die Entwicklung sehr rasch von statten. Die Dauer der Entwicklung von der Ablage der Eier, wobei zugleich die Befruchtung erfolgt, bis zum Durchbruche des Mundes und der ersten Kiemenspalte, womit die embryonale Entwicklung abschliesst, nimmt einen Zeitraum von durchschnittlich etwas weniger als 48 Stunden in Anspruch.

Die Raschheit, mit welcher die Entwicklungsvorgänge in diesem Abschnitte vor sich gehen, hängt übrigens sehr wesentlich von den Temperaturverhältnissen ab. Ich habe in Nachfolgendem die Aufzeichnungen über mehrere Untersuchungsreihen übersichtlich zusammengestellt, woraus die Veränderlichkeit der Entwicklungsdauer leicht zu ersehen ist.

Die Eier werden, wie schon erwähnt, unmittelbar nach Sonnenuntergang abgelegt, d. i. in der Jahreszeit, in welcher meine Untersuchungen vorgenommen wurden, ungefähr um 8 Uhr Abends. Die Furchung beginnt ungefähr eine Stunde nach Ablage der Eier und ist ungefähr nach 12 Uhr beendigt. Anderthalb bis zwei Stunden später beginnt die Einstülpung. Nach Ablauf einer weiteren Stunde ist die Furchungshöhle vollkommen verdrängt. Ich will hier die von mir notirten Angaben einer Entwicklungsreihe folgen lassen:

8	Uhr	Ablage der Eier
9	„	2zelliges Stadium
10	„	4 „ „
$10^1/_4$	„	8 „ „
$10^1/_2$	„	16 „ „
11	„	32 „ „
$11^1/_2$	„	weitere Theilungsstufen
$11^3/_4$	„	
$12^1/_4$	„	
$12^1/_2$	„	Die Zellen beginnen einen epithelartigen Charakter anzunehmen
1	„	Blastula
$1^3/_4$	„	Beginn der Einstülpung
$2^3/_4$	„	Furchungshöhle vollkommen verdrängt
		bis zu den Morgenstunden schreitet die Verkleinerung des Gastrulamundes nur langsam fort.

Mehrere andere beobachtete Entwicklungsreihen verliefen mit ähnlicher Geschwindigkeit.

Stets war am Morgen des ersten Tages, also nach Verlauf von zehn Stunden, der Gastrulamund noch weit offen. Die Schliessung desselben geht überhaupt im Vergleich zu den anderen Entwicklungsvorgängen sehr langsam vor sich und nimmt meist noch den grössten Theil des Vormittags in Anspruch.

Von den Mittagsstunden des ersten Tages bis zum Abende gehen mit grosser Raschheit die wichtigsten Entwicklungsvorgänge, die merkwürdigen Faltungen des primären Endoderms, welche zur Bildung der Ursegmente und der Chorda führen, sowie die Bildung des Nervenrohres vom Exoderm aus vor sich, also eine Reihe von wichtigen Vorgängen, durch welche aus den zwei primären Keimblättern die wichtigsten Organsysteme sich abgliedern.

In den nächsten 24 Stunden fand nur mehr eine geringfügige Vermehrung der Ursegmente, Streckung der Körperform

und histologische Differenzirung statt. Von neuen Organen wird in dieser Periode nur die eigenthümliche Drüse der Amphioxuslarve angelegt. Zu Ende dieser Periode findet der Durchbruch von Mund und erster Kiemenspalte statt. Einige Stunden später entsteht auch der After.

Die nachfolgende Tabelle gibt genauere Angaben über die Zeitverhältnisse der Entwicklung und deren Variabilität.

Erste Reihe		Zweite Reihe		Dritte Reihe	
Erster Tag.					
		$8^1/_4$ Uhr	Stadium d. Fig. 26		
$8^1/_2$ Uhr	Stadium d. Fig. 29			$8^1/_2$ Uhr	Stadium der Fig. 31—33
		9 „	Stadium d. Fig. 29	9 „	Stadium d. F. 33
$9^1/_2$ „	Stadium d. Fig. 31				
		$9^3/_4$ „	Stadium d. Fig. 31 (beg. zu rotiren.)	$9^3/_4$ „	Stadium d. F. 35
$10^1/_4$ „	Embryonen beginnen zu rotiren				
		$10^1/_2$ „	Stadium d. Fig. 33	$10^1/_2$ „	1 Ursegment
		$11^1/_4$ „	Stadium d. Fig. 35	11 „	2 Ursegmente
$11^1/_2$ „	Stadium d. Fig. 33			$11^1/_2$ „	2—3 Ursegmente
12 „	Stadium d. Fig. 35	12 „	1 Ursegment	$12^1/_4$ „	3—4 Ursegmente
$12^1/_2$ „	1 Ursegment				
		$12^3/_4$ „	2 Ursegmente (verlassen d Eihüllen)		
1 „	1—2 Ursegmente			1 „	4—5 Ursegmente
$1^1/_2$ „	2 Ursegmente	$1^1/_2$ „	3 Ursegmente	$1^3/_4$ „	5—6 Ursegmente
2 „	2—3 Ursegmente				
$2^1/_2$ „	3 Ursegmente	$2^1/_2$ „	3—4 Ursegmente	$2^1/_2$ „	6 Ursegmente
$3^1/_2$ „	3—4 Ursegmente	$3^1/_2$ „	4 Ursegmente		
$4^1/_2$ „	4 Ursegmente	$4^1/_2$ „	5 Ursegmente	$4^3/_4$ „	7 Ursegmente
		$5^1/_2$ „	6 Ursegmente		
6 „	4—5 Ursegmente	6 „	„ „	6 „	8 Ursegmente
Zweite Nacht.					
7 Uhr	5 Ursegmente	7 Uhr	6—7 Ursegmente		
8 „	5—6 Ursegmente				
		$8^1/_2$ „	8 Ursegmente		
9 „	6 Ursegmente				
10 „	7 Ursegmente	10 „	9 Ursegmente		
$11^1/_2$ „	8 Ursegmente				
12 „	„ „	12 „	10 Ursegmente		
1 „	8—9 Ursegmente				
2 „	„ „	2 „	11 Ursegmente (schwache Bewegungen durch Muskulatur)		
3 „	„ „				
4 „	9—10 Ursegmente				
		$4^1/_2$ „	12—13 Ursegmente		
5 „	„ „				
		6 „	„ „		

Erste Reihe	Zweite Reihe	Dritte Reihe
	Zweiter Tag.	
7—8 Uhr 10 — 11 Ursegmente (schwache Muskelbeweg.)		
	8½ Uhr 14 Ursegmente	
10 „ 11—12 Ursegmente		
12 „ 13 Ursegmente	11—1 „ Durchbruch von Mund und erster Kiemenspalte vorbereitet	
2 „ 14 Ursegmente		
	2½ „ Mund u. erste Kiemenspalte mit feinster Oeffnung durchgebrochen	
	5½ „ beide Oeffnungen noch sehr klein	
6 „ Mund und erste Kiemenspalte als feine Oeffnungen durchgebrochen.		

Von dem Durchbruche des Mundes und der ersten Kiemenspalte an beginnt sich die Larve selbstständig zu ernähren, denn das in der Eizelle enthaltene Dottermateriale ist vollständig aufgebraucht und die Zellen der Larve bestehen aus ganz durchsichtigem Protoplasma.

Von nun an geht die Entwicklung sehr langsam von statten, besonders in der ersten Zeit, wo die Larve das ganz erschöpfte Entwicklungsmateriale ersetzen muss.

Während also ein grosser Theil der wichtigsten Entwicklungsvorgänge in dem kurzen Zeitraume von 48 Stunden vor sich geht, nimmt die weitere Entwicklung, von dem Zeitpunkte an, wo die Larve sich selbst ernähren muss, Monate in Anspruch.

C.) Ueber das abgelegte Ei, die Ausstossung des Richtungskörpers und die Befruchtung.

Kowalevsky schreibt über die eben abgelegten Eier folgendes: „Die ausgeworfenen Eier lagen anfangs in kleinen Klumpen, 10—20 Stück, zusammen. Bei weiteren und wiederholten Beobachtungen des Eierlegens erwies es sich immer, dass dem Auswerfen der Eier von Seiten des Männchens ein Auswerfen des Samens voranging."

„Die kaum ausgeworfenen Eier bestanden aus einem dunklen Dotter und einer sehr wenig abstehenden Dotterhaut. Bei dem

weiteren Eindringen des Wassers hob sich die Dotterhaut immer mehr, bis sie endlich die auf der Fig. 1 dargestellten Verhältnisse erreichte. Der Dotter erwies sich bei durchfallendem Lichte als ein ganz dunkler, homogener, runder Körper, welcher bei näherer Untersuchung, beim Zerdrücken, aus einem ganz durchsichtigen Plasma und sehr feinen Fettbläschen bestand. Der Durchmesser des Eies überstieg nicht 0·105 Mm. Einen Kern konnte ich in den befruchteten Eiern nicht finden, obgleich er in den unbefruchteten, aus dem Eierstocke genommenen, immer ganz deutlich hervortrat: damit will ich aber keineswegs sagen, dass der Kern verschwindet; ich weiss, mit welcher Schwierigkeit es verbunden ist, den Kern im befruchteten Ei aufzufinden."

Ich kann diese Angaben zum grössten Theile bestätigen. In einigen Punkten bin ich aber weiter gekommen: Diese betreffen insbesondere die Beobachtung eines Richtungskörpers und in Zusammenhang damit den Nachweis der polaren Differenzirung im ungefurchten Ei.

Die ersten Entwicklungsvorgänge, die ich in den Kreis meiner Untersuchung gezogen habe, betreffen die eben ausgestossenen Eier, wie sie von den Nachmittags aus dem Pantano geholten Exemplaren des Amphioxus abgelegt wurden.

Die Eier befanden sich meist ganz isolirt. Nur selten hingen sie in geringer Anzahl in kleinem Klumpen zusammen, welches Verhältniss Kowalevsky als das regelmässige beschrieben hat. Die Substanz des Eies besteht aus einem hellen Protoplasma, welches aber durch zahlreiche Dotterkörnchen so sehr verdunkel ist, dass das ganze Ei als ein ziemlich undurchsichtiger Körper erscheint. Die Dotterkörperchen wurden von Kowalevsky als „feine Fettbläschen" bezeichnet. Ich kann dieser Deutung nicht beipflichten. Dieselben sind rundliche Körperchen, welche das Licht nicht in so hohem Masse brechen wie Fettkörper. Auch ihr Verhalten gegen Reagentien erweist sich von dem des Fettes verschieden. Sie werden wohl von Osmiumsäure sehr stark geschwärzt — wodurch die früheren Stadien, die noch viele Dotterkörperchen enthalten, bei Osmiumbehandlung viel stärker nachdunkeln, als die späteren Stadien, in welchen die Dotterkörperchen schon mehr eingeschmolzen sind — sie werden aber bei Behandlung mit Alkohol und Terpentinöl oder Nelkenöl nicht aufgelöst. Von Carmin werden sie nicht gefärbt. Ich will hier erwähnen, dass auch das Protoplasma selbst in den früheren Stadien von Osmiumsäure mehr gebräunt wird, als in den späteren.

An allen Eiern war das Keimbläschen geschwunden und an dem nur wenig durchsichtigen lebenden Ei nichts von den Resten desselben wahrzunehmen. An einer Stelle, dem animalen Pole des Eies, fanden sich an der Oberfläche eine hellere, dotterarme Masse von Protosplasma und an der Oberfläche derselben ein bereits vollkommen scharf abgegrenzter, heller Richtungskörper. Da ich den Richtungskörper kurze Zeit (etwa eine Viertelstunde) nach der Ausstossung der Eier schon vollkommen abgegrenzt vorfand, so glaube ich schliessen zu müssen, dass schon im Laufe des Tages innerhalb der Kiemenhöhle die Isolirung der einzelnen Eier von einander und die Ausstossung des Richtungskörpers erfolgte.

Es ward mir hierdurch klar, warum die öfter versuchte künstliche Befruchtung nicht gelingen wollte. Denn die durch Zerzupfen der Ovarien erlangten Eier konnten niemals vollkommen von einander isolirt werden und zeigten stets ein grosses, deutliches Keimbläschen mit Keimfleck und Nucleolus; sie waren daher nicht im befruchtungsfähigen Zustande, da, wie wir sehen, bei Amphioxus die Befruchtung erst nach Ausstossung des Richtungsbläschens, also längere Zeit nach der Entleerung aus den Ovarien erfolgt.

Die ausgestossenen Eier waren von zahllosen Spermatozoen umgeben, die, radiär gegen die Eimembran gerichtet, mit ihrem Köpfchen an derselben festhafteten und in dieselbe einzudringen suchten.

Gleichzeitig begann die Dottermembran sich rasch von dem Protoplasma des Eies, wahrscheinlich unter Einwirkung des Seewassers abzuheben. Nur an einem Punkte haftete die Membran meist etwas länger an dem Protoplasma, so dass sie dort trichterförmig eingezogen erschien. Ich glaube, dass dies die Stelle ist, an welcher ein Spermatozoon eben in das Ei eindrang. Diese Stelle fand ich regelmässig dem vegetativen Pole des Eies genähert.

Die Abhebung der Dottermembran schreitet sehr rasch fort, und sie dehnt sich zu dem mehrfachen Durchmesser des Eies aus, eine klare Flüssigkeit umschliessend, die wohl nichts anderes als diffundirtes Seewasser sein kann. Diese Ausdehnung der Dottermembran schreitet auch noch während der ersten Furchungsstadien fort und erreicht einen solchen Grad, wie dies aus der Fig. 1, wo ein späteres Embryonalstadium innerhalb der Eihülle abgebildet ist, ersichtlich ist.

Schon diese Verhältnisse zeigen uns die merkwürdige, äusserst elastische Beschaffenheit der Dottermembran. Ich will noch einige Beobachtungen hier anführen, die uns noch weiter über diese Beschaffenheit aufklären und auch das Eindringen der Spermatozoen durch die Dottermembran verständlich machen. Man kann sich schon durch Druck und durch Wälzen des Eies vermittelst des Deckgläschens von der grossen Elasticität der weit abstehenden Dottermembran überzeugen. Eine weitere zufällige Beobachtung gab mir eine Anschauung von der sehr merkwürdigen Consistenz dieser Membran. Bei Untersuchung späterer Stadien, wo der schon bewimperte Embryo innerhalb der Eimembran rotirt, geschah es, dass durch den Druck des Deckgläschens die Eimembran an einer Stelle einriss und dort ein Theil des weichen Embryonalleibes sich bruchsackartig nach aussen vordrängte. Wenn nun der Druck des Deckgläschens wieder aufgehoben wurde, so ward der vorgedrängte Theil des Embryo durch die Dottermembran abgeschnürt. Der Rest des wimpernden Embryos gelangte wieder in das Innere der Eimembran und die Ruptur derselben verschwand so vollkommen, dass auch nicht eine Spur davon mehr wahrgenommen werden konnte. Diese eigenthümliche, man könnte sagen plastische Beschaffenheit der Dottermembran erklärt es, wie ohne eine vorgebildete Mikropyle das Spermatozoon in das Ei eindringen kann.

Wenn ich nun auch an diesem Objecte die Vorgänge der Befruchtung in Bezug auf die Veränderungen der Kerne nicht genauer verfolgt habe, da dies ja in letzter Zeit an besonders günstigen Objecten genugsam geschehen ist, so konnte doch das Beobachtete im Sinne der jetzt allgemein anerkannten Anschauungen gedeutet werden. Es erfolgt unter Veränderungen des Keimbläschens, die dasselbe der Beobachtung entziehen, die Ausstossung des Richtungskörpers, auf diese folgt die Befruchtung. Nach der Befruchtung und vor Beginn der Furchung konnte wieder im Ei ein Zellkern wahrgenommen werden.

Erste Entwicklungsperiode.

Die Furchung (Fig. 2—20).

Die Furchung wurde schon von Kowalevsky in den allgemeinen Zügen verfolgt. Namentlich die ersten Stadien hatte er ganz genau beschrieben, die Theilung des Eies in zwei und weiter in vier Zellen, welche dann durch eine äquatoriale Furche in acht Zellen getheilt werden. Weiterhin wurde ein sechzehnzelliges Stadium

beschrieben und die durch nachfolgende Theilungen vermittelte Bildung einer Hohlkugel mit einer grossen Höhle und einer dünnen, aus einer Reihe von Zellen zusammengesetzten Wandung.

Nach diesen Angaben von Kowalevsky wurde die Furchung von Amphioxus stets als der Typus einer äqualen Furchung betrachtet, die zu einer Blastula führt, an welcher keine bestimmte Hauptaxe ausgeprägt ist.

Meine eigenen Beobachtungen vervollständigen nun unsere Kenntniss der Furchung des Amphioxus insoweit, dass wir erkennen, dass die Furchung keine streng äquale ist, sondern eine inäquale. Es ist ein Grössenunterschied zwischen den Furchungskugeln der animalen Hälfte und denen der vegetativen Hälfte zu beobachten. Wir können die vom animalen zum vegetativen Pole gezogene Hauptaxe von dem ungefurchten Stadium an bis zur Bildung der Blastula continuirlich verfolgen.

Wenn wir die Furchung des Amphioxus in Bezug auf die charakteristische Aufeinanderfolge der Furchungsebenen genauer ins Auge fassen, so erkennen wir, dass dieselbe im wesentlichen denselben Typus zeigt, wie die derjenigen niedrigen Wirbelthiere, welche eine holoblastische Entwicklung besitzen (Petromyzon, Stör, Amphibien), wir finden eine weitgehende Uebereinstimmung, die aus den bisherigen Angaben nicht zu ersehen war.

Die Furchung beginnt, wie schon Kowalevsky erwähnt, ungefähr eine Stunde nach dem Ablegen der Eier. Die Bildung der ersten Furche und die Theilung des Eies erfolgt dann sehr rasch, in ungefähr fünf Minuten. Ebenso verhalten sich die weiteren Theilungen; nach einer längeren Ruhepause tritt rasch die Theilung der Furchungskugeln ein, um, wenn sie vollendet ist, wieder eine längere Ruhepause folgen zu lassen.

Die erste Furche und zweizelliges Stadium (Fig. 3—4).

Die erste Furche macht sich anfangs als eine Depression am animalen Pole des Eies in der Nähe des Richtungskörpers bemerkbar. Alsbald umkreist sie die ganze Peripherie und beginnt allmälig das Ei in zwei Theile einzuschnüren. Sie ist aber doch an der animalen Seite, wo sie zuerst auftrat, immer tiefer (Fig. 3). Vor der vollkommenen Trennung des Eies in zwei Hälften besteht noch eine dünne, an Dotterkörnchen arme hellere Protoplasmabrücke. Endlich wird auch diese durchgetrennt, und die beiden Theilstücke, die durch eine vollkommen scharfe Contour von einander geschieden sind, nehmen die Kugelform an und berühren

sich nur in einem einzigen Punkte. Die Bildung der ersten Furche bis zur vollkommenen Theilung in zwei Furchungskugeln nimmt nur eine Zeit von kaum fünf Minuten in Anspruch. Alsbald platten sich die zwei kugelförmigen Theilstücke in der Ebene der ersten Furche wieder gegen einander ab, so dass ihre Berührungsfläche eine viel grössere wird.

Die erste Furchungsebene ist demnach eine meridionale und theilt das Ei in zwei, soweit die Beobachtung möglich ist, vollkommen gleiche Theile. Der Richtungskörper bleibt aber, wie dies aus Figur 3 und 4 ersichtlich ist, an dem einen dieser Theilstücke hängen.

Die Vorgänge, die den Zellkern betreffen, wurden von mir nicht näher in Berücksichtigung gezogen. An dem nur wenig durchsichtigen, lebenden Objecte ist zu sehen, dass der Zellkern während des Theilungsprocesses scheinbar verschwindet und nach vollendeter Theilung wieder als eine helle Stelle im Centrum der Furchungskugel sichtbar wird. Dasselbe ist bei den weiteren Theilungen zu beobachten.

Vierzelliges Stadium (Fig. 5—7).

Nach einer Ruhepause von ungefähr einer Stunde beginnt die Bildung der zweiten Furche. Die zweite Furche ist ebenfalls eine meridionale, und in einem rechten Winkel auf die erste gerichtet. Es werden beide Furchungskugeln vollkommen gleichzeitig von dieser Theilung betroffen. Die Art und Weise, in welcher die Furche von aussen her tiefer, an der Berührungsfläche der beiden Zellen seichter einschneidet, ist in Fig. 5 dargestellt.

Das Resultat dieser Furchung sind vier sphärische, gleich grosse Kugeln, an deren einer am animalen Pole der Richtungskörper haftet. Die Kugeln platten sich wieder gegenseitig ab — ein Vorgang, der sich nach jeder Theilung wiederholt — so dass sie mit kreuzförmig unter rechtem Winkel aneinander stossenden Trennungsebenen aneinanderliegen (Fig. 6). In der Mitte zwischen den vier Furchungskugeln bleibt aber ein nach oben und unten, am animalen und vegetativen Pole, offener Hohlraum, der die erste Andeutung der Furchungshöhle bildet. Die gegenseitige Lagerung der vier Zellen wird uns am besten durch Fig. 6 ersichtlich, wo dieses Stadium vom animalen Pole gesehen wird, und durch Fig. 7, wo dasselbe von der Seite, und zwar so, dass eine der Zellen dem Beschauer zugekehrt ist, dargestellt

wurde. Die Theilung in vier Zellen ist ungefähr nach Ablauf der zweiten Stunde nach Ablage der Eier beendet.

Achtzelliges Stadium (Fig. 8).

Der Furchungsprocess beginnt von da an viel rascher fortzuschreiten; denn nach Ablauf einer weiteren Viertelstunde finden wir sämmtliche Zellen wieder getheilt.

Die Theilung der vier Zellen erfolgt gleichzeitig und in einer gemeinschaftlichen, und zwar äquatorialen, Theilungsebene. Es wird jede der vier Kugeln in einen kleineren, am animalen Pole und einen grösseren am vegetativen Pole gelegenen Abschnitt getheilt.

Mit dieser ersten äquatorialen Furche ist somit ein Grössenunterschied in den Furchungskugeln und ein deutlicherer Gegensatz zwischen animalem und vegetativem Pole gegeben. Die Furchungshöhle ist noch immer, wie dies in Fig. 8 ersichtlich, am oberen und unteren Pole weit geöffnet.

Sechzehnzelliges Stadium (Fig. 9).

Die nächste Theilung, die wieder innerhalb einer Viertelstunde vor sich geht, betrifft alle acht Zellen gleichzeitig. Es zerfällt jede der Zellen durch eine meridionale Furche in zwei gleiche Theile, so dass wir einen animalen Kranz von acht kleineren Zellen und einen vegetativen von acht grösseren Zellen sehen.

Es ist dieses Stadium, wie wir sehen, durch das gleichzeitige Auftreten von vier neuen meridionalen Furchungsebenen entstanden.

Dieses Stadium ist namentlich, so lange die Zellen unmittelbar nach der Theilung noch eine mehr sphärische Form besitzen, bedeutend in die Breite gezogen und vom animalen zum vegetativen Pole deprimirt.

Die Oeffnung der Furchungshöhle nach beiden Seiten ist noch weiter als im vorhergehenden Stadium (Fig. 9).

Wenn wir dieses Stadium vom animalen Pole aus betrachten, so fällt die zierliche Regelmässigkeit, mit welcher diese Zellen in zwei Kreisen angeordnet sind, auf. Man kann nach der Beschaffenheit und Anordnung der Zellen nur eine Hauptaxe, die vom animalen zum vegetativen Pole geht, unterscheiden. Der Richtungskörper haftet aber einer einzigen animalen Zelle an.

Zweiunddreissigzelliges Stadium (Fig. 10—11).

Zu Ende der nächsten halben Stunde, also drei Stunden nach der Ablage der Eier erfolgt die weitere Theilung sämmtlicher sechzehn Zellen, so dass wir zu dem zweiunddreissigzelligen Stadium gelangen. Es werden nämlich sowohl die acht oberen, als auch die acht unteren Zellen, alle gleichzeitig, durch äquatorial verlaufende Furchen jede in zwei Theile getheilt.

Von den so resultirenden zweiunddreissig Zellen sind die acht am vegetativen Pole gelegenen bedeutend grösser als die übrigen. Gegen den animalen Pol nimmt die Grösse in den drei weiteren Zellenkreisen noch stufenweise etwas ab, so dass die am animalen Pole gelegenen die kleinsten sind.

Die Furchungshöhle wird durch Auseinanderweichen der Zellen bedeutend grösser und die Zellen am animalen und vegetativen Pole beginnen sich so aneinanderzuschliessen, dass die früher hier offene Furchungshöhle alsbald vollkommen geschlossen wird, wie dies aus Fig. 11 ersichtlich ist.

Zurückbleiben des Theilungsprocesses am vegetativen Pole (Fig. 12).

Die nächste Theilung, die wir beobachten, ist die erste, die nicht alle Zellen des Embryo, sondern nur einen Theil derselben betrifft. Es theilen sich nämlich gleichzeitig sämmtliche Zellen der drei oberen Zellkreise, indem sie durch meridionale Theilungsebenen in je zwei gleiche Theile zerfallen. Dadurch wird die Anzahl der Zellen jedes der drei oberen Zellenkreise von acht auf sechszehn vermehrt, während der vierte, unterste Zellenkreis die frühere Anzahl von acht Zellen behält.

Durch dieses Zurückbleiben in der Theilung des untersten Zellenkreises wird der Gegensatz in Betreff der Grösse der Zellen des vegetativen und des animalen Poles noch bedeutend verschärft.

Zunächst werden von diesen acht grossen Zellen des vegetativen Poles noch durch äquatoriale Theilung acht kleinere Zellen, die nach dem animalen Pole zu liegen, abgeschnürt. — Auch diese acht kleineren Zellen zerfallen durch meridionale Theilung in einen Kreis von 16 Zellen. — Wir haben nun ein Stadium vor uns, an welchem wir vier obere Zellenkreise von je 16 Zellen und einen untersten von acht grossen Zellen zählen (Fig. 12).

Der unterste Zellenkranz bleibt dann durch eine Reihe von Stadien unverändert aus acht grossen Zellen zusammengesetzt, welche alle übrigen Zellen des Embryo an Grösse bedeutend übertreffen.

Fernere Vermehrung der Zellenkreise durch eine Anzahl äquatorialer Furchen (Fig. 13—14).

Es folgt nun in immer kürzeren Zeitintervallen eine Reihe äquatorialer Furchen, durch welche die Anzahl der sechszehnzelligen Kreise vermehrt wird.

Wir haben als Beispiel in Fig. 13 ein Stadium aus dieser Periode abgebildet, an welchem ausser dem unteren achtzelligen Kreise noch fünf sechszehnzellige Kreise zu zählen sind. An einem der letzteren sehen wir zudem alle Zellen in äquatorialer Theilung. Man sieht an diesem Beispiele die merkwürdige Regelmässigkeit, mit welcher sämmtliche Zellen eines Kreises gleichzeitig von der Theilung betroffen werden. Wir sehen hier alle Zellen dieses Kreises eine bisquitförmige Gestalt annehmen.

Während der äquatorialen Theilung eines Zellenkreises nimmt der ganze Keim eine in der Hauptaxe gestreckte Form an, um, wenn nach vollendeter Theilung die Theilproducte sich wieder enger aneinander legen, zur sphärischen Form zurückzukehren.

In Fig. 14, wo wir dasselbe Stadium im optischen Durchschnitte dargestellt sehen, können wir die schon bedeutend vergrösserte Furchungshöhle beobachten.

An diesem Stadium konnte ich meist noch am animalen Pole den Richtungskörper vorfinden.

Fernere Vermehrung der Zellen und Verschwinden der regelmässigen Kreise (Fig. 15—18).

Mit dem Auftreten von neuen meridionalen Theilungen wird die bisherige regelmässige Anordnung der Zellen in Kreisen verwischt.

Ich konnte wohl noch in einzelnen Fällen Stadien beobachten mit mehr als zehn Zellenkreisen, von welchen der unterste noch acht Zellen zählte, während die meisten übrigen Zellenkreise, wenigstens die unteren und mittleren, von ungefähr 32 Zellen gebildet waren. — In den meisten Fällen war aber die regelmässige Anordnung der Zellenkreise schon bei viel geringerer Zellenanzahl durch Verschiebung der Zellen verwischt (Fig. 15).

Trotz der Verwischung der Zellenkreise kann man an diesen Stadien die vom animalen zum vegetativen Pole gezogene Hauptaxe stets deutlich unterscheiden.

Man kann nämlich überall am vegetativen Pole ein Feld von grösseren dunklen Zellen unterscheiden, welche, zum grössten Theil

wenigstens, von den acht Zellen des vegetativen Poles abstammen, und deutlich von den übrigen kleineren Zellen verschieden sind.

Die kleinsten Zellen finden sich am animalen Pole.

Während dieser Periode wird schon der Uebergang zu dem Blastulastadium bemerkbar, indem die Höhendimension der Zellen allmälig die anderen Dimensionen übertrifft und die Zellen durch Abflachung, zunächst der der Furchungshöhle zugekehrten und dann der äusseren Enden einen epithelartigen Charakter gewinnen.

Während dieser Vorgänge, die von steter Vermehrung der Zellen begleitet sind, findet eine fortwährende Vergrösserung der Furchungshöhle statt. Diese Vergrösserung der Furchungshöhle scheint auf Kosten der Zellenmasse, die etwas geringer wird, stattzufinden.

Die Blastula (Fig. 19—20).

Der Uebergang der Furchungsstadien zu jenem Stadium, welches wir als Blastula bezeichnen, wird also dadurch charakterisirt, dass die früher der sphärischen Form zustrebenden und demgemäss nur in beschränkter Ausdehnung gegen einander abgeplatteten und sowohl nach aussen als auch nach innen gegen die Furchungshöhle hin stark sphärisch vorspringenden Zellen sich aneinanderlegen und dadurch einen mehr epithelartigen Charakter gewinnen. Es werden so zunächst die Ektodermzellen, welche die oberen zwei Drittel der Wölbung zusammensetzen, umgewandelt, indem zunächst ihre innere, der Furchungshöhle zugewendete Fläche und dann erst ihre äussere Fläche sich in der charakteristischen Weise verändert (Fig. 16 und 20). Etwas später erst wird das untere Drittel, welches von grösseren dunkleren Zellen, die das Endoderm repräsentiren, zusammengesetzt ist, von ähnlichen Vorgängen betroffen. Die Zellen hatten bisher eine gewisse, für die Furchungskugel charakteristische Selbstständigkeit bewahrt, die sie nun verlieren, da sie als Epithelzellen in engerer Abhängigkeit zu einander stehen. Es ist so jenes Stadium der Blastula erreicht, welches dadurch charakterisirt ist, dass eine allseitige Epithelschichte einen geschlossenen inneren Hohlraum umgibt. Diese einfache Epithelschichte bildet das Substrat für die späteren Entwicklungsvorgänge. Wir werden sehen, dass durch Faltungen und Verwachsungen dieser einfachen Schichte die wesentlichsten Organe zur Sonderung gelangen. Während der ganzen embryonalen Entwicklung sind alle Veränderungen von der Blastula an auf diese Principien zurückzuführen. Es tritt nirgends eine Mehrschichtigkeit des Epithels und Spaltung desselben ein.

Zweite Entwicklungsperiode.

Die Gastrulabildung und die Schliessung des Gastrulamundes (Fig. 17—34).

Kowalevsky schildert, dass die runde Blastula zuerst oval wird, dann durch Abplattung der einen Wand und Einstülpung derselben zu einem flachen zweischichtigen Embryo sich gestaltet. Meine Beobachtungen dieses Processes weichen nicht in wesentlichen Punkten von denen Kowalevsky's ab. Die Furchungshöhle, die Kowalevsky nach der Einstülpung noch als schmalen Spalt beschreibt, schwindet nach meinen Beobachtungen vollkommen, so dass die beiden Blätter einander unmittelbar berühren.

Auf die Einstülpung folgt die Schliessung des Gastrulamundes, wodurch der Embryo nach Kowalevsky allmälig die Form einer „etwas in die Länge gezogenen Hohlkugel" annimmt. Der Embryo bedeckt sich nun nach Kowalevsky mit Flimmercilien. Weiterhin streckt sich der Embryo noch mehr in die Länge und der bedeutend verengte Gastrulamund wird excentrisch, nach der einen Seite verschoben, die sich abplattend zur Rückenseite des Embryo wird. Man kann nach Kowalevsky von diesem Stadium an die bilaterale Symmetrie erkennen.

Ich selbst konnte die bilaterale Symmetrie viel früher, schon von dem Stadium der vollendeten Einstülpung an, erkennen. Auch kam ich zu dem Schlusse, dass der ursprüngliche weite Gastrulamund ganz der späteren Rückenregion angehört und dass eine Stelle seines Randes das Hinterende des Körpers bezeichnet. Die Schliessung des Gastrulamundes schreitet nach meiner Auffassung von vorne nach rückwärts fort, und es bleibt zuletzt nur der hinterste Theil desselben übrig.

Ich will hier meine eigenen Beobachtungen ausführlicher folgen lassen.

Nachdem die Bildung der Blastula vollendet ist, tritt ein Stillstand in der Vermehrung der Zellen ein, um einem anderen Processe Raum zu geben, welcher alsbald am Embryo auftritt. Es ist dies der Process der Gastrulation.

Wenn wir nochmals die Blastula, welche das Substrat der beginnenden Veränderungen bildet, ins Auge fassen (Fig. 19, 20), so sehen wir, dass an diesem Stadium, wie von Anfang der Entwicklung an, nur eine einzige Axe zu unterscheiden ist. Am vegetativen Pole sehen wir eine wohl unterscheidbare, ungefähr ein

Drittel des Umfanges einnehmende Fläche von dunkleren Zellen, die mehr Dotterkörnchen enthalten und daher die Zellkerne weniger deutlich durchschimmern lassen. Diese Fläche nun beginnt sich zunächst abzuflachen (Fig. 21) und sich sodann einzubuchten, um unter Verdrängung der Furchungshöhle sich allmälig an die obere, von den kleineren helleren Exodermzellen gebildete Schichte anzulegen (Fig. 22, 23). Das Resultat dieses Processes ist ein flach mützenförmiges zweischichtiges Stadium, an welchem keine Furchungshöhle, sondern nur mehr eine scharfe Grenzlinie zwischen Ektoderm und Endoderm bemerkbar ist (Fig. 24).

Wenn wir die Stadien von der Blastula bis zu dieser zweischichtigen mützenförmigen Gastrula mit einander vergleichen und namentlich die Zahl und die Grössenverhältnisse der Zellen berücksichtigen, so sehen wir, dass die untere Zellenschichte, das Endoderm wirklich nur wenig mehr als dem Drittheil der Blastula entspricht; doch haben diese Zellen während des Einstülpungsprocesses zugleich mit dem Schwinden der Furchungshöhle an Grösse zugenommen. Es ist dies nur dadurch zu erklären, dass die Endodermzellen die in der Furchungshöhle befindliche Flüssigkeit zum Theil resorbirt haben. Es wird uns auch dadurch die mechanische Seite des Processes erklärt. Die Endodermzellen spielen eine mehr active Rolle, die Ektodermzellen bilden während des ganzen Vorganges eine sich mehr passiv verhaltende Wölbung.

Schon durch die erste Vergrösserung der Endodermzellen, die eine mehr hochcylindrische Form annehmen (Fig. 21), tritt die Abflachung des unteren Poles ein. Weiterhin wird durch Verringerung der Flüssigkeit in der Furchungshöhle, die wir einer Action der Endodermzellen zuschreiben, dieses flache Feld nach innen eingebuchtet, da es einer Einbuchtung geringeren Widerstand leistet, als die convexe Wölbung der Ektodermzellen. Die fortschreitende Verringerung der Furchungshöhlenflüssigkeit bedingt, unterstützt durch die Formveränderung der sich vergrössernden Endodermzellen, die fortschreitende Einstülpung. Die Vergrösserung der Endodermzellen ermöglicht es, dass sie, die ursprünglich eine relativ kleinere Fläche einnehmen, die ganze untere Schichte des flach gewölbten Gastrulastadiums bilden. Immerhin ist die Ausdehnung dieser inneren Fläche ja doch noch eine viel geringere als die der äusseren von den Exodermzellen gebildeten.

Die resorbirte Furchungshöhlenflüssigkeit mag wohl zum Theil von den Furchungszellen ausgeschiedene Eiweisssubstanzen



enthalten haben, die nun von den Endodermzellen wieder aufgenommen wurden. Zum grossen Theil war sie wohl mit Seewasser verdünnt, welches ja den Raum innerhalb der Dottermembran ausfüllt, mit welchem die Furchungshöhle in den frühen Stadien (bis zum 16zelligen Stadium Fig. 9) in offener Communication stand.

Bei genauerer Untersuchung des flachen Gastrulastadiums (Fig. 24) kann man schon die bilaterale Symmetrie, also die rechte und linke Körperseite, unterscheiden, während an der Blastula nur eine Hauptaxe nachweisbar war.

Man kann dies sowohl bei der Profilansicht an der Unregelmässigkeit der Wölbung erkennen (Fig. 24), sowie auch bei Betrachtung des Embryo vom Gastrulamunde aus, wobei der Umriss nicht als ein kreisrunder, sondern etwas oval erscheint (Fig. 25).

Die Fig. 24 ist nicht wie die früheren Figuren nach der vom animalen zum vegetativen Pol gezogenen Axe orientirt, sondern wie die nachfolgenden Figuren nach der späteren Längsaxe. Ich will schon hier hervorheben, dass nach meiner Ansicht die vom animalen zum vegetativen Pole gezogene Axe die Längsaxe unter einem spitzen Winkel kreuzt.

Wir sehen in der Profilansicht das spätere Vorderende durch eine schärfer gewölbte Stelle angedeutet, die in Bezug auf den animalen Pol, der die Mitte der Wölbung einnimmt, excentrisch liegt, so dass also der eine grössere Theil der Wölbung der Bauchseite, der kürzere Abschnitt der Rückenseite angehört.

Die Auffassung der Stadien, in welchen die Schliessung des Gastrulamundes erfolgt, bietet hauptsächlich in Bezug auf ihre gegenseitige Orientirung Schwierigkeiten. Ich will zunächst die Formveränderungen ganz objectiv ohne irgendwelche Deutung schildern. Zunächst nimmt bei der Verkleinerung des Gastrulamundes das flach mützenförmige Stadium eine tiefere, ungefähr halbkugelförmige Form an (Fig. 26). Die bilaterale Symmetrie findet in der Abflachung der einen Seite, die dem späteren Rückentheile entspricht, ihren schärferen Ausdruck. Bei fortschreitender Verkleinerung des Gastrulamundes nimmt der Embryo allmälig eine Form an, die in der Frontalansicht einen annähernd kreisrunden Umriss hat, in der Profilansicht die Abplattung des Rückentheiles immer schärfer zum Ausdrucke kommen lässt (Fig. 29, 30 und 31, 32). Die Gastrulamundöffnung erscheint etwas gegen die Rückenseite hin gelegen.

Der Embryo nimmt weiterhin eine verlängerte Form an, so dass er in der Frontalansicht oval erscheint, in der Profilansicht

eine der Längsaxe parallele, ganz abgeflachte Rückenseite zeigt, an deren Hinterende der schon bedeutend verengte Gastrulamund liegt (Fig. 33, 34).

Die Ableitung dieser aufeinanderfolgenden Stadien von einander lässt nun gewiss verschiedene Deutungen zu. Man kann, wie dies ungefähr die Ansicht von Kowalevsky ist, annehmen, dass die vom animalen zum vegetativen Pole gezogene Axe der späteren Längsaxe entspricht, dass der Gastrulamund schon von Anfang an (Fig. 24) dem Hinterende entspricht, dass bei Verkleinerung des Gastrulamundes die Streckung des Embryo immer weiter fortschreitet, und dass der der hinteren Seite entsprechende Gastrulamund nur in den letzten Stadien eine Verschiebung gegen den Rücken erleidet. Ich will die Zulässigkeit dieser Ansicht nicht absolut in Abrede stellen, wenn ich auch eine andere sogleich zu erörternde Auffassung für weitaus wahrscheinlicher und mit den Thatsachen leichter zu vereinbaren halte.

Meine Auffassung ist in der Orientirung der Fig. 24, 26, 29, 31 und 33 zum Ausdrucke gebracht. Bei der Orientirung der Figuren ist zunächst die als Vorderende gekennzeichnete schärfer gekrümmte Stelle der Wölbung berücksichtigt. Ich bin dadurch zum Schlusse gekommen, dass der Gastrulamund ganz der späteren Rückseite angehört, und dass der hintere Rand desselben das Hinterende des Embryo bezeichnet. Die Längsaxe wird demnach construirt, indem man von der scharf gekrümmten Stelle der Wölbung, die das Vorderende bezeichnet, durch den hinteren Rand des Gastrulamundes eine gerade Linie zieht. Diese Linie kreuzt die vom animalen zum vegetativen Pole gezogene Axe unter einem spitzen Winkel.

Die Schliessung des Gastrulamundes geht von dessen vorderem Rande aus, während der hintere Rand stets unverändert bleibt. Die Verwachsung der Ränder erfolgt in einer Linie, welche den grösseren hinteren Theil der späteren Rückenlinie bildet. Der hinterste Rest des Gastrulamundes bleibt als eine kleine dorsal am Hinterende des Rückens gelegene Oeffnung dann noch lange bestehen.

Schon wenn wir das in Fig. 24 und 25 abgebildete Stadium mit dem in Fig. 33, 34 abgebildeten vergleichen, werden wir zu dem Schlusse kommen, dass der erwähnte Modus der Gastrulaschliessung der einfachste mechanische Process ist, durch welchen die eine Form in die andere übergeführt werden kann. Es wird so, ohne bedeutende Zellverschiebungen vorauszusetzen, die Um-

wandlung der breiten, weit offenen, flach mützenförmigen Gastrula in die bedeutend verschmälerte Form der Fig. 33, 34 erklärt. Man kann sich diesen Process an einem plastischen Modelle leicht versinnlichen.

Auch wenn wir die ganze Reihenfolge der Stadien genau vergleichen, kommen wir zu demselben Schlusse. Schon bei Vergleichung der Fig. 26 mit dem früheren Stadium der Fig. 24 sehen wir, dass der ursprünglich kurze Rückentheil sich wesentlich verlängert hat. Zugleich tritt die Abflachung des Rückens schärfer hervor. Auch in den weiteren Stadien, Fig. 29 und 31, sehen wir, dass der Rückentheil sich immer mehr verlängert, während der ventrale Theil der Wölbung nur eine durch Verkleinerung des Gastrulamundes bedingte Veränderung seiner Krümmung zeigt. Durch die Verkleinerung des Gastrulamundes ist es auch bedingt, dass der Winkel, unter welchem die Bauch- und Rückenwand nach vorne hin aneinanderstossen, ein immer kleinerer wird, bis zuletzt die Rückenfläche der Längsaxe parallel gerichtet ist (Fig. 33).

Man kann auch noch aus anderen beobachteten Verhältnissen den Schluss ziehen, dass der hintere Rand des Gastrulamundes unverändert bleibt und hauptsächlich der vordere Rand bei der Schliessung des Gastrulamundes Veränderungen erleidet. Der Uebergang vom Ektoderm zum Endoderm ist nämlich nicht an allen Stellen des Gastrulamundes gleichartig. An dem hinteren Rande tritt die Absetzung des Exoderms vom Endoderm am schärfsten hervor, da sich dort die Endodermzellen von den Ektodermzellen durch ihre Grösse am auffallendsten unterscheiden. Man kann da schon frühzeitig zwei besonders grosse, zu beiden Seiten der Mittellinie gelegene Endodermzellen unterscheiden. Diese beiden Zellen bezeichnen uns den hinteren Körperpol, sie dienen uns als Anhaltspunkt, um zu erkennen, dass während der Schliessung des Gastrulamundes der hintere Rand desselben unverändert bleibt und dem späteren hinteren Körperpole entspricht. An der übrigen Peripherie des Gastrulamundes ist die Absetzung des Ektoderms vom Endoderm weniger scharf, und am auffallendsten ist dieser allmälige Uebergang des Ektoderms zum Endoderm am vorderen Rande. Dieser bewahrt noch rein den Charakter eines Umschlagsrandes, im Gegensatze zu dem Verhalten des hinteren Randes.

Man kann also die Gastrulaschliessung längs der Mittellinie hier zwar nicht so direct beobachten, wie dies in anderen Fällen

(Mollusken, Anneliden) möglich ist, aber man kann auf dieselbe durch genaue Erwägung der Formveränderungen schliessen.

Schon während der Verkleinerung des Gastrulamundes in dem Stadium der Fig. 31 tritt eine zuerst überaus zarte und anfangs nur schwer zu beobachtende Bewimperung des Ektoderms auf, durch welche der Embryo allmälig in langsam rotirende Bewegung versetzt wird.

Kowalevsky gab an, dass der Embryo zuerst mit dichten Flimmercilien bedeckt sei, die er in einigen Fällen noch etwas früher auftreten sah, als hier angegeben ist. In viel späteren Stadien sollte jede Exodermzelle nur eine einzige Geissel tragen. Meiner Beobachtung nach trägt von allem Anfang an jede Zelle nur eine einzige sehr zarte, später immer länger auswachsende Geissel. Ebenso verhalten sich die erst in einem viel späteren Stadium flimmernden Zellen des Darmcanales der Larve. Es kommen demnach bei Amphioxus sowie am erwachsenen Thiere auch während der Entwicklung keine Flimmerzellen, sondern nur Geisselzellen vor.

Dritte Entwicklungsperiode.

Wir wollen in dieser Entwicklungsperiode jene Stadien zusammenfassen, in welchen die Bildung der wichtigsten Organsysteme, der Ursegmente, des Nervensystems und der Chorda vor sich geht (Fig. 35—53).

Man kann vom Standpunkte phylogenetischer Betrachtung aus diese Periode in zwei Unterabtheilungen theilen, von welchen die eine die Bildung der Ursegmente und des Nervenrohres umfasst, also ungefähr bis zum Stadium der Fig. 47 reicht, während die zweite Periode, in welcher diese Organsysteme noch zur schärferen Sonderung und weiteren Ausbildung gelangen, besonders durch die Ausbildung der Chorda charakterisirt wird.

Die Vorgänge, von welchen dieses Capitel handelt, wurden von Kowalevsky in dessen „weiteren Studien" in den wesentlichen Punkten zutreffend geschildert. Meine eigenen Beobachtungen bilden daher zum grössten Theile nur eine weitere Ausführung der Kowalevsky'schen Angaben. Die wichtigsten Differenzen bestehen in meinen Beobachtungen über die Verwendung des ersten Ursegmentes, aus welchem Kowalevsky irrthümlicher Weise die eigenthümliche, kolbenförmige Drüse entstehen liess. Auch die Entwicklung der Chorda habe ich etwas anders gefunden. Sie entsteht, wie dies Kowalevsky angegeben hat, aus dem Endoderm,

aber erst etwas später, als dies nach den Angaben Kowalevsky's scheinen würde, und zwar durch eine ausgesprochene Faltenbildung. Auch einige Vorgänge am Vorderende des Embryo, die Kowalevsky weniger in Berücksichtigung gezogen hat, sowie die weitere Vermehrung der Ursegmente am Hinterende habe ich in meiner eigenen Untersuchung eingehender gewürdigt.

Erster Abschnitt der dritten Entwicklungsperiode.

(Bildung der Ursegmente uud des Medullarrohres.)

Kowalevsky schildert uns die Vorgänge der Ursegmentbildung und der Bildung des Nervenrohres, welche in diesen Entwicklungsabschnitt fallen, in zutreffender Weise.

Zunächst tritt eine Einsenkung des abgeflachten Rückens der Gastrula ein. Der Boden der so entstehenden Furche wird von den seitlichen Rändern derselben überwachsen. Die Medullarplatte schnürt sich an den Rändern der Furche ab und gelangt daher viel früher zur Sonderung, als die Ränder mit einander verwachsen sind. Die Bildung des Medullarrohres unterscheidet sich von der der anderen Wirbelthiere, bei welchen die Abschnürung des Medullarrohres erst nach Vereinigung der Ränder der Medullar-Furche erfolgt. Bei Amphioxus ist „die Rückenrinne, obgleich von aussen vollständig bedeckt, innen — unter der Haut — noch offen“. Die Verwachsung der Ränder der Medullarfurche beginnt an dem Hinterende, wo von denselben zugleich der Gastrulamund überwachsen wird, und schreitet nach vorne zu fort, wo noch längere Zeit eine Oeffnung bestehen bleibt.

Der Rest des Gastrulamundes persistirt demnach als eine Oeffnung zwischen Darmhöhle und Nervenrohr, die auch noch in viel späteren Stadien zu beobachten ist. Es ist dies der für die Entwicklung der Wirbelthiere überhaupt typische Neuro-Intestinal-Canal.

Zugleich mit der Bildung des Nervenrohres tritt die Bildung des Mesoderms in Form von Ursegmenten auf. Es entstehen im Rückentheile des Endoderms zwei seitliche Längsfalten, welche die Mesodermanlagen repräsentiren. Dieselben gliedern sich von vorne angefangen in einzelne Ursegmente, deren Höhlen sich von einander sondern. Die Höhlen der Ursegmente sind nichts anderes als Divertikel der Urdarmhöhle.

Durch meine eigenen Beobachtungen, die ich hier folgen lasse, werden diese Entdeckungen Kowalevsky's im Wesentlichen bestätigt und in einigen Punkten genauer ausgeführt.

Betrachten wir zunächst nochmals genauer das letzte Stadium der vorigen Entwicklungsperiode, wo die Schliessung des Gastrulamundes bis auf einen kleinen Rest vorgeschritten ist (Fig. 33, 34). Die Körperform ist eine eiförmige mit abgeflachtem Rückentheile (Fig. 33). Die innere Urdarmhöhle wiederholt die äussere Form. Die Körperwand besteht aus zwei Schichten, der bedeutend dünneren und aus kleineren, kubischen, helleren Geisselzellen zusammengesetzten Exodermschichte und der bedeutend dickeren aus dunkleren hochcylindrischen Zellen zusammengesetzten primären Endodermschichte. Am Hinterende des Embryo, und zwar an dem hinteren Rande des Gastrulamundes, liegen zwei grosse Endodermzellen, die vor allen übrigen Zellen sich durch ihre rundliche Form und vor den übrigen Endodermzellen durch etwas feinkörnigere Beschaffenheit und grösseren Zellkern auszeichnen. Wir werden weiterhin sehen, dass diese Zellen, die stets den hinteren Körperpol bezeichnen, bei der Bildung des Mesoderms den hinteren Abschluss desselben bilden. Wir wollen dieselben daher als Polzellen des Mesoderms bezeichnen.

Auch an den von Embryonen dieses Stadiums angefertigten Querschnitten kann man sehen, dass die Körperwand überall nur aus zwei Zellschichten zusammengesetzt ist (Fig. 71). Auch ist auf dem Querschnitte die charakteristische Abflachung des Rückentheiles, welche die wichtigen Veränderungen der nächsten Stadien der Entwicklung einleitet, wohl ausgeprägt (Fig. 71).

Von diesem Stadium an beginnen nun Veränderungen, welche mit grosser Raschheit ablaufen. Dieselben sind am lebenden Objecte kaum vollkommen zu erforschen. Es muss auch die Untersuchung mit geeigneten Reagentien behandelter Präparate vorgenommen werden. Ferner ist eine methodische Anwendung von Querschnitten unbedingt nöthig.

Das lebende Object.

Ich will bei meiner Beschreibung von denjenigen Beobachtungen ausgehen, welche man am lebenden Objecte machen kann.

Die zunächst auftretende Veränderung ist eine tiefe Einsenkung des Rückens, die man auch am lebenden Objecte besonders an optischen Querschnitten deutlich sehen kann. Diese Einsenkung erstreckt sich von dem vorderen Viertel des Körpers bis zu dem am Hinterende gelegenen Gastrulamunde (Fig. 35, 36, 39). Die Larve zeigt auf den optischen Querschnitten nun einen beinahe dreieckigen Umriss. Die zwei Kanten, welche die Begrenzung des

Rückens bilden, bedingen die Bildung zweier Längsfalten des Endoderms. Diese Falten, die noch vom übrigen Endoderm in keiner Weise schärfer abgegrenzt sind, bilden das Materiale, welches zum Mesoderm wird. Wir wollen diese Längsfalten des Endoderms von nun an als Mesodermfalten bezeichnen.

Alsbald beginnt sich an diesen Mesodermfalten der vorderste Theil derselben von dem hinteren grösseren Theile durch eine schärfere Contour abzusetzen. An diesem vordersten Abschnitte prägt sich zugleich die Faltung schärfer aus und er erscheint daher als ein deutlicher hervortretender Körper, der das vorderste Ursegment repräsentirt (Fig. 36, 38).

Das vorderste Ursegment erscheint demnach durch eine scharfe Grenze von dem hinteren ungegliederten Theile der Mesodermfalte abgegrenzt, während es nach vorne hin und ventralwärts noch ohne irgendwelche am lebenden Objecte deutlich wahrnehmbare Abgrenzung in die Darmwand übergeht. Auch steht das Lumen des ersten Ursegmentes noch mit dem Darmlumen durch eine weite Oeffnung in Verbindung.

Durch eine zweite in ähnlicher Weise auftretende Grenze sondert sich das zweite Ursegment (Fig. 37, 38, 39).

Während der Bildung der zwei ersten Ursegmente wird die den Boden der Rückenrinne bildende Medullarplatte von den seitlichen Rändern der Rinne her überwachsen.

Dies ist aber ein Process, der am lebenden Objecte nur schwer zu verfolgen ist. Man kann wohl in diesen Stadien sehen, dass die Gastrulamündung nicht mehr offen ist und optische Querschnitte lehren, dass die Medullarplatte unterhalb der oberflächlichen Zellschichte zur Sonderung gekommen ist. Der Rücken des Embryo ist dabei noch immer rinnenförmig vertieft und erst allmälig hebt sich sein Epithel von der Medullarplatte mehr ab, wobei der Rücken wieder eine gewölbte Form annimmt.

Ueber die Details in der Bildung des Medullarrohres die am lebenden Objecte nicht zu erkennen sind, werden uns weiterhin die anderen Methoden Aufschluss geben.

Ungefähr auf diesem Stadium (Fig. 39) verlassen die Embryonen die Eihülle. Manchmal wird die Eihülle wohl auch etwas früher gesprengt, in einzelnen anderen Fällen findet man wieder Embryonen, deren drittes Ursegment schon in Bildung begriffen ist, innerhalb der Eihülle. Die Sprengung der Eihülle scheint mir zum Theile wenigstens durch das immer raschere Rotiren des Embryo bewerkstelligt zu werden. Vielleicht ist auch eine allmälig veränderte

Consistenz der Eihülle im Spiele. Man sieht dieselbe meist in weiter Ausdehnung geplatzt und in zwei Theile auseinandergefallen.

Die Bewegung der Embryonen innerhalb der Eihülle und auch nachdem sie die Eihülle verlassen haben, ist eine ganz eigenthümliche. Sie schwimmen stets das vordere Körperende nach vorne gekehrt und drehen sich zugleich um ihre Längsaxe, und zwar erfolgt die Drehung stets in derselben Richtung von rechts nach links. Es beschreiben also alle nicht in der Längsaxe gelegenen Punkte des Körpers bei der Vorwärtsbewegung eine Spirale. [1])

Die Embryonen behalten diese eigenthümliche Bewegung noch durch lange Zeit und geben sie erst auf, wenn der Körper eine sehr gestreckte fischähnliche Form angenommen hat.

Die in den Gläsern zur Entwicklung gebrachten Eier liegen auf dem Boden des Glases. Die Embryonen begeben sich nach Verlassen der Eihülle an die Oberfläche des Wassers.

An den nächsten Stadien, in welchen die Bildung des dritten Ursegmentes stattfindet, kann man am lebenden Objecte nur noch ein schärferes optisches Hervortreten der Ursegmente beobachten (Fig. 41).

Was die Veränderung der äusseren Körperform während der Bildung der drei ersten Ursegmente anbelangt, kann man eine continuirliche Streckung des Embryo beobachten. Auch wird der Rücken, der auch nach der Ueberwachsung der Medullarplatte noch vertieft war, allmälig flach und zugleich wird das Lumen der Medullarrinne unterhalb der oberflächlichen Epithelschichte sichtbar.

In den nächsten Stadien mit vier und fünf Ursegmenten schreitet die Streckung des Embryo fort, und zugleich tritt eine Veränderung seines Querschnittes ein, indem sich der dorsoventrale Durchmesser auf Kosten des Querdurchmessers vergrössert. Es tritt also eine seitliche Comprimirung ein. Zugleich wird die anfänglich eingesenkte, dann flache Rückenseite endlich convex gewölbt.

Die wichtigsten Fortschritte, die wir an den Stadien mit vier und fünf Ursegmenten beobachten können, betreffen aber die weitere Ausbildung der Ursegmente. Die Höhlungen der hintereinanderliegenden Ursegmente, die bisher mit einander in offener

[1]) Eine ähnliche spirale Bewegung kann man auch an anderen bilateral gebauten Larven beobachten (Echinodermenlarven, Wurmlarven u. s. w.), wie dies erst kürzlich von Metschnikoff hervorgehoben wurde.



Communication standen, schnüren sich von einander ab, so dass zwischen zwei aufeinanderfolgende Höhlungen eine doppelschichtige Zellwandung zu liegen kommt. Dabei stehen aber die einzelnen Höhlungen der Ursegmente noch in offener Communication mit der Darmhöhle. Besonders gross ist die Oeffnung des ersten Ursegmentes (Fig. 47).

Ein weiterer wesentlicher Fortschritt, der sich an den Ursegmenten am lebenden Objecte bemerkbar macht, ist das Auftreten einer scharfen seitlichen Begrenzung zwischen den Ursegmenten und dem Zellenmateriale des Darmes.

Wir wollen nun die Vorgänge, die in diesen Abschnitt fallen, genauer kennen lernen, indem wir die Resultate, welche die verfeinerten Untersuchungsmethoden ergeben, in Betrachtung ziehen.

Bildung der Mesodermfalten und Ursegmente.

Wir wollen zuerst die Bildung der Ursegmente genauer erörtern.

Prüfen wir solche Stadien, an welchen der Rücken einzusinken beginnt, also Stadien, die etwas älter als das in Fig. 33 abgebildete sind, auf künstlich angefertigten Querschnitten, so können wir uns zunächst über das Wesen der Mesodermfalten genauere Kenntniss verschaffen.

Wir sehen einen solchen Querschnitt in Fig. 72 abgebildet. Das Materiale der noch sehr flachen Mesodermfalten geht wohl noch continuirlich in die Endodermplatte über. Es lässt sich aber die Grenzlinie der Mesodermfalten nach der Medianseite schon scharf bestimmen. Es finden sich an der äusseren Oberfläche des Endoderms zwei deutliche Furchen, welche die mediane Grenze der Mesodermfalten bilden. Wir werden dieselben in den späteren Stadien immer schärfer hervortreten sehen.

Wir wollen nun die Gliederung in Ursegmente, die alsbald an den Mesodermfalten auftritt, in Betrachtung ziehen. In der vordersten Region des Embryo, in welche sich die Mesodermfalten nicht erstrecken, wird das Endoderm niedriger (Fig. 35, 36). Dicht hinter diesem flachen Endoderme liegt dorsalwärts das erste Ursegment, welches durch eine schwache, quere Faltung der Mesodermfalte entsteht. Im optischen Längsschnitte macht sich diese Faltung durch eine stärkere, nach innen gegen den Urdarm gerichtete Concavität bemerkbar (Fig. 36). Der vordere und hintere Rand des ersten Ursegmentes wird durch kleinere quere Einbuchtungen, die besonders die äussere Oberfläche desselben betreffen, bezeichnet.

Dicht hinter dem niedrigen Endoderm des Vorderendes liegt dorsalwärts die quere seichte Einbuchtung, welche das Vorderende des ersten Ursegmentes bezeichnet. Eine schärfere Abgrenzung innerhalb der Zellen ist aber hier nicht zu beobachten. Dagegen kann man am hinteren Rande des ersten Ursegmentes eine schärfere Abgrenzung des Zellenmaterials beobachten. Dieselbe wird von einer quer über die Mesodermfalte verlaufenden scharfen Furche, sowohl an der äusseren als auch an der inneren Oberfläche derselben begleitet. Diese quere hintere Grenze des ersten Ursegmentes ist es, die uns besonders am lebenden Objecte auffiel. Eine dritte Einbuchtung bildet die seitliche Begrenzung des Ursegmentes. Diese ist nur auf Querschnitten zu beobachten (Fig 74).

Die nächsten Ursegmente bilden sich durch eine ähnliche quere Faltung, und die hintere Ursegmentgrenze, sowie die die seitliche Grenze bildende Einbuchtung wiederholen sich in ganz ähnlicher Weise (Fig. 42—45), nur ist der Process der Ausbildung, wie wir weiterhin sehen werden, bei der Entstehung der späteren Ursegmente ein wesentlich abgekürzter.

Während der Ausbildung des zweiten und dritten Ursegmentes sinkt die Medullarplatte immer tiefer zwischen die beiden Mesodermfalten ein. Dadurch wird die Längsfaltung sowohl im Bereiche der Ursegmente als auch im Bereiche der hinteren ungegliederten Mesodermanlage viel schärfer ausgeprägt, wie aus den Querschnittsreihen der Tafel VII ersichtlich ist. An den Querschnitten ist auch zu sehen, wie die Zellreihen der Ursegmente alsbald medianwärts nicht mehr continuirlich in die Zellreihe der mittleren Endodermplatte (Fig. 80) übergehen. Es ist nun auch in der Anordnung der Zellen die mediane Abgrenzung der Ursegmente viel schärfer zum Ausdrucke gekommen. Endlich wird an den Querschnitten auch schon die seitliche Abgrenzung der Ursegmente auch in Bezug auf die Anordnung der Zellen ausgeprägt.

An dem Stadium mit drei Ursegmenten kann man an Querschnitten sehen, dass im Bereiche der vorderen Ursegmente bereits eine allseitige schärfere Abgrenzung ihres Zellenmateriales gegen die Endodermplatte eingetreten ist (Fig. 84). Am schärfsten ist die Abgrenzung des Ursegmentes gegen die mediane Endodermplatte, die wir auch schon am frühesten eingeleitet sahen. Es wird dort die anfangs seichte Einbuchtung zu einer scharfkantigen Furche, längs welcher man eine deutliche Abgrenzung der Zellenreihen des Mesoderms von denen des Darms sieht.

Wir wollen nun die Veränderungen der Ursegmente der

nächsten Stadien, an welchen sich vier und fünf Ursegmente ausgebildet haben, zunächst durch Betrachtung des ganzen Embryo und dann an Schnitten kennen lernen.

In Fig. 46 sehen wir einen Embryo mit fünf Ursegmenten von der Seite abgebildet. Die Ursegmente erscheinen in der Seitenansicht schon vollkommen abgegrenzt. Dieselben nehmen von vorne nach hinten an Grösse und Ausbildung ab. Namentlich die Ursegmenthöhle ist an den hinteren Ursegmenten viel schmäler. Hinter der Region der Ursegmente liegt die ungegliederte Mesodermfalte. Diese erweist sich im Gegensatze zu den Ursegmenten lateral nicht scharf abgegrenzt. Sie geht dort continuirlich in den ventralen Endodermtheil über. Man kann nur mit Berücksichtigung des weiteren Verlaufes der Entwicklung angeben, wie weit sich die Mesodermfalten nach rückwärts erstrecken. Sie reichen noch über den Gastrulamund hinaus und endigen mit den zwei grossen Zellen, welche die hintere Begrenzung des Gastrulamundes bilden, und die wir als die hinteren Polzellen des Mesoderms bezeichneten.

Bei der Ansicht des Embryo vom Rücken aus (Fig. 47) gewinnt man durch verschiedene Einstellung des Tubus einen Einblick in das Verhalten der Ursegmente in einer Weise, wie das schon Kowalevsky dargestellt hat. Bei hoher Einstellung kann man die Ursegmente schon allseitig abgegrenzt und geschlossen sehen, bei tiefer Einstellung lässt sich der Zusammenhang ihres Lumens mit der Urdarmhöhle nachweisen (vergl. auch Fig. 45). Besonders weit ist die Oeffnung, mit welcher das erste Ursegment in die Urdarmhöhle mündet. Hinter der Ursegmentregion lässt sich bei der Rückenansicht noch der vordere schärfer ausgeprägte Abschnitt der ungegliederten Mesodermfalte erkennen, während dieselbe nach hinten zu, wo sie flacher ist, bei dieser Betrachtung direct in die Wandung des Darmes überzugehen scheint. Es sind dies eben die seitlichen dorsalen Kanten des Urdarmes, die am hinteren Rande des Gastrulamundes mit den zwei grossen Zellen enden, die das Materiale der noch ungegliederten Mesodermanlage repräsentiren.

Wir wollen nun die Verhältnisse eines Stadiums mit vier bis fünf Ursegmenten an einer Querschnittreihe prüfen. Auf Tafel VIII, Fig. 86—92 ist eine solche Schnittreihe von einem Stadium, welches etwas jünger als das der Fig. 46 war, dargestellt.

An dem Schnitte, aus der vordersten Körperregion (Fig. 86), ist nichts von Ursegmentbildung zu sehen.

Betrachten wir nun einen Schnitt durch das erste Ursegment

(Fig. 87). Wir sehen, dass hier die Faltung noch viel schärfer ausgeprägt ist als früher. Das Lumen des Ursegmentes steht aber noch in continuirlicher Verbindung mit der Darmhöhle. Die Zellreihe des Ursegmentes erweist sich in ihrer Anordnung schon ganz ausser Continuität mit der Endodermplatte. Die Zellen der letzteren schicken sich an der Spalte, wo die Ursegmenthöhle nach innen mündet, schon wieder zur Vereinigung mit einander an, wodurch das Ursegment zur vollkommenen Absonderung vom Endoderm kommen soll. Auch die Form der Zellen des Ursegmentes hat sich verändert, indem dieselben im Gegensatze zu den hochcylindrischen Zellen des Darmes eine niedrige, mehr kubische Form angenommen haben, und auch eine histologische Differenz macht sich insoferne bemerkbar, als in den Zellen des Ursegmentes die Dotterkörnchen rascher zur Auflösung kommen als im Endoderm. Dies wird durch eine weniger intensive Bräunung durch Osmiumsäure und eine stärkere Carminfärbung der Ursegmentzellen im Vergleiche zu den Endodermzellen bemerkbar.

Die histologische Differenzirung sowohl als auch die Abgrenzung der Ursegmente wird immer weniger ausgeprägt, je weiter nach hinten gelegene Ursegmente wir in der Reihe der Querschnitte betrachten. Wir können, wenn wir den in Fig. 89 abgebildeten Schnitt durch das dritte Ursegment und den in Fig. 90 abgebildeten durch das vierte betrachten, sehen, wie allmälig die Verschiebungen der Zellen erfolgen, die zur vollkommenen Absonderung des Ursegmentes führen.

Wie wir schon bei der Rückenansicht des ganzen Embryo (Fig. 47) erkannt haben, sind die Höhlungen der einzelnen Ursegmente von einander vollkommen gesondert. Es müssen daher auch diejenigen Schnitte, welche in der Region zwischen zwei Ursegmenten geführt sind, ein verändertes Bild ergeben. Wir sehen in Fig. 88 einen solchen Schnitt, der zwischen dem ersten und zweiten Ursegmente geführt ist. Wir sehen hier die Ursegmentmassen flächenhaft angeschnitten, und wir sehen auch, dass hier der Spalt, welcher in das Innere der Mesodermfalte führt, durch Vereinigung der medianen dorsalen Endodermplatte mit dem ventralen Endodermtheile verschlossen ist; doch ist die Stelle der Verschliessung noch deutlich zu erkennen.

Weiter hinten in dem Schnitte Fig. 91, (linke Seite), wo das fünfte Ursegment eben in Bildung begriffen ist, sehen wir ähnliche Verhältnisse, wie sie bei der Entstehung des ersten Ursegmentes vorlagen. Nur ist der Process insoferne ein abgekürzter, als die

Faltung sogleich viel schärfer auftritt. Dies ist dadurch bedingt, dass das Rückenrohr bei der Bildung der jetzt entstehenden Ursegmente schon vorhanden ist und dadurch veränderte Formverhältnisse vorliegen.

Noch weiter hinten (Fig. 91, rechte Seite) ist die Mesodermfalte niedriger, und an Schnitten, die nahe dem Hinterende des Embryo geführt sind (Fig. 92), bilden nur die schärfer ausgeprägten dorsalen, seitlichen Kanten des Endoderms eine Andeutung der Mesodermbildung.

Bildung des Medullarrohres.

Wir wollen uns nun der Entwicklung des Medullarrohres, welche während der Ausbildung der Ursegmente vor sich gegangen ist, zuwenden.

Während sich die Mesodermfalte und das erste Ursegment zu bilden beginnt, kommt die Medullarplatte zur Sonderung. Die Medullarplatte erstreckt sich nicht in der ganzen Ausdehnung des Rückens, sondern reicht nur wenig weiter nach vorne als die Mesodermfalten. Längs der Rückenwülste, welche die flache Rückenfurche begrenzen, wird zunächst durch eine scharfe Abgrenzung innerhalb des Ektoderms die mediane Platte, welche den Boden der Rückenfurche bildet, vom seitlichen Ektoderme abgegrenzt. Diese Abgrenzung ist hauptsächlich auf Schnitten nachzuweisen, und ist besonders dadurch bemerkbar, dass eine Discontinuität in der Anordnung der Zellen eintritt (Fig. 72). Es beginnen sich die Zellen von der Seite her über die Medullarplatte hinweg zu schieben.

Wir können auch in Fig. 36 in der hinteren Körperregion die gegen die Medianlinie vorwachsenden Ränder als zackige, auf der Oberfläche verlaufende Grenzlinien sehen. Am lebenden Objecte wo diese oberflächliche überwachsende Schichte der Medularplatte dicht anliegt, ist hievon nichts zu bemerken. An den mit Reagentien behandelten Objecten tritt die zackige Grenze der überwachsenden Schichte besonders dann deutlich hervor, wenn dieselbe von der Medullarplatte durch Einwirkung der Reagentien sich ein wenig abgelöst hat.

Diese Ueberwachsung beginnt zu den Seiten des Gastrulamundes, welcher am Hinterende der Medullarplatte liegt, und derselbe wird durch diese Ueberwachsung zunächst überbrückt, so dass man auf dem optischen Längsschnitte, wenn man das Ektoderm am Hinterende von der Bauchseite gegen die Rückenseite verfolgt,

dasselbe nicht am Gastrulamunde aufhören sieht, sondern über denselben hinweg dorsalwärts eine Strecke weit die Medullarplatte bedeckend, verfolgen kann (Fig. 37).

Wir können dieses Fortschreiten der Ueberwachsung von hinten nach vorne auch an den Querschnittsreihen beobachten. Schon an dem Schnitte Fig. 72, welcher etwas schief geführt ist, sehen wir auf der linken Seite die Ueberwachsung weiter vorgeschritten als auf der rechten Seite desselben, die einer weiter vorne gelegenen Region entspricht.

Betrachten wir ferner eine Schnittreihe von einem etwas älteren Embryo, an welchem das erste Ursegment bereits ausgebildet ist, so sehen wir ebenfalls in dem durch das hintere Drittheil des Embryo geführten Schnitte (Fig. 75, 76) die Ueberwachsung weiter vorgeschritten als in der Gegend des ersten Ursegmentes (Fig. 74). In der Region dicht vor dem Ursegmente finden wir auch noch die Medullarplatte seitlich durch scharfe Grenzen gesondert; doch hat hier die Ueberwachsung noch gar nicht begonnen (Fig. 73). Dies ist die Stelle, wo das Nervenrohr auch später noch lange offen bleibt.

An einem noch älteren Embryo sehen wir an einem Schnitte der hinteren Körperregion die überwachsenden Zellen von beiden Seiten her bis zur Mittellinie vorgedrungen und dort mit einander in Berührung tretend (Fig. 78). In der vorderen Region dagegen ist die Mittellinie noch unbedeckt (Fig. 77).

Die Ueberwachsung der Medullarplatte schreitet nach meinen Beobachtungen viel rascher vorwärts, als dies von Kowalevsky angegeben ist. Ich fand dieselbe schon an Embryonen mit zwei wohl ausgebildeten Ursegmenten, also an jenem Stadium, in welchem die Embryonen die Eihülle verlassen, längs des ganzen Rückens bis ans Vorderende des ersten Ursegmentes vorgeschritten (Fig. 42, 43). Durch Einwirkung von Reagentien kommt es leicht zu einer Zerreissung in der Verwachsungslinie, so dass dann die zackigen Ränder, längs welcher die überwachsenden Zellplatten sich vereint hatten, deutlich zur Anschauung kommen. Ich habe dies in Fig. 43 und 45 in der Zeichnung zur Darstellung gebracht.

Die überwachsenden Platten heben sich so weit, als sie in der Mittellinie aneinandergestossen und mit einander dort verwachsen sind, von der darunter liegenden Medullarplatte ab, so dass ein flaches, unterhalb der Haut aber noch weit offenes Medullarrohr vorhanden ist (Fig. 79—81). Dasselbe öffnet sich vorne in der Region vor dem ersten Ursegmente mit weiter Mündung nach aussen.

Diese Mündung verkleinert sich noch langsam in den späteren Stadien, und zwar ebenfalls von hinten nach vorne fortschreitend, so dass der Verschluss dieser Oeffnung als eine sehr verlangsamte Fortsetzung des eben betrachteten Processes der Medullarrohrschliessung aufgefasst werden kann.

Die Höhlung zwischen Medullarplatte und äusserer Haut ist also eine flache Spalte, die vorne in der Gegend vor dem ersten Ursegmente nach aussen mündet und hinten durch den als Neurointestinalcanal persistirenden Rest des Gastrulamundes mit dem Lumen des Darmcanales in Verbindung steht.

Der anfangs flache Hohlraum, den wir jetzt schon als Neuralcanal bezeichnen wollen, wird dadurch tiefer, dass erstens die Medullarplatte im Verlaufe der Entwicklung sich mehr zusammenkrümmt, und zweitens dadurch, dass die Rückenhaut, die auch nach vollendeter Ueberwachsung der Medullarrinne noch concav vertieft ist, im Stadium mit drei Ursegmenten sich zuerst abflacht und endlich im Stadium mit vier und fünf Ursegmenten convex wird und sich dadurch viel mehr von dem Boden der Medullarrinne abhebt.

Wir wollen die Zusammenkrümmung der Medullarplatte genauer ins Auge fassen. Dieselbe ist mit einer Verschmälerung der Medullarplatte verbunden, welche dadurch bedingt ist, dass die Zellen der Medullarplatte ihre Form verändern, indem sie zu hohen, schmalen keilförmigen Zellen sich umgestalten. Dieser Process nimmt in der Region des ersten Ursegmentes seinen Anfang und schreitet nach hinten zu weiter fort. Wir sehen denselben in den Stadien dieses Entwicklungsabschnittes ungefähr ebensoweit nach hinten vorgeschritten, als die Ursegmentbildung.

Wir sehen an der in Fig. 86—92 abgebildeten Schnittreihe zuerst in Fig. 86 die Medullarplatte an jener Stelle, wo das Medullarrohr sich nach aussen öffnet, flach und von der Haut nicht überwachsen. Weiter nach hinten treffen wir die vertiefte Medullarrinne an allen Schnitten, die durch die Ursegmentregion geführt sind (Fig. 87—91). In der Region hinter den Ursegmenten (Fig. 92) finden wir wieder die Medullarplatte ganz flach.

Wir sehen, dass die Bildungsprocesse am Medullarrohre jetzt, dem metamerischen Typus entsprechend, von vorne, wo die älteren Ursegmente liegen, nach hinten zur Region der jüngeren fortschreiten, während die Ueberwachsung der Medullarplatte in umgekehrter Richtung erfolgte; doch wird wieder in späteren Stadien durch die Mechanik der Entwicklung diese von vorne

nach hinten fortschreitende Differenzirung des Medullarrohres verwischt und kommt weniger klar zur Anschauung.

Einiges über die Mechanik der Entwicklungsprocesse.

Wir wollen hier noch einige Bemerkungen über die Mechanik der soeben betrachteten Entwicklungsprocesse folgen lassen, wie sie sich bei der genauen Betrachtung der Embryonen und ihrer Schnittreihen geradezu aufdrängen. Es mag dies vielleicht nicht ohne Nutzen für die später folgenden theoretischen Betrachtungen sein; denn man kann vielleicht aus der grossen Einfachheit der mechanischen Processe schliessen, dass die ganze Entwicklung eine sehr vereinfachte und abgekürzte sei.

In dem Entwicklungsabschnitt, den wir eben geschildert haben, fand eine Reihe von Vorgängen statt, die sich auf Faltungen, Continuitätstrennungen und Verwachsungen zurückführen lassen. Diese Faltungen und Continuitätstrennungen lassen sich durch das gegenseitige Verhalten der benachbarten Theile, durch den Druck und Zug, den dieselben auf einander ausüben, erklären. Welches sind aber die Kräfte, welche diesen Druck oder Zug bewirken? Die mechanischen Ursachen sind verschiedenartige. Schliesslich lassen sie sich alle auf Thätigkeit des Protoplasmas zurückführen. Dennoch können wir gewisse Erscheinungen nach gemeinschaftlichen Merkmalen classificiren.

Wir können vor allem unterscheiden zwischen Vorgängen, die durch Contractionen des Protoplasmas bedingt sind, die als active Formveränderungen in strengerem Sinne bezeichnet werden können, und solchen Vorgängen, die auf Wachsthum zurückzuführen sind. In dieser Hinsicht spielt besonders die Differenz der Wachsthumsenergien in benachbarten Theilen eine grosse Rolle; hiedurch werden sowohl Faltungen als Continuitätstrennungen bewirkt. — Viele Veränderungen, z. B. Verwachsungen, lassen sich nur unmittelbar auf die feineren Vorgänge im Protoplasma, die unserem Verständnisse weniger zugänglich sind, beziehen.

Die activen Formveränderungen sind wohl nur auf kurze Entwicklungsperioden beschränkt, wo sie oft rasche und tiefgreifende Entwicklungserscheinungen bewirken. In dem vorliegenden Entwicklungsabschnitt scheint active Formveränderung namentlich bei Bildung der Rückenfurche, die mit der Entstehung der Mesodermfalten in innigem mechanischen Zusammenhange steht, vorzuliegen.

Differenz der Wachsthumsenergien kommt in viel mannigfaltigerer Weise vor und steht wohl zu allen wichtigeren Entwicklungsvorgängen in inniger Beziehung. Wir werden sehen, dass bei Sonderung der Medullarplatte und bei der Ueberwachsung derselben die Differenz zwischen der Wachsthumsenergie derselben und derjenigen des benachbarten Ectoderms eine wichtige Rolle spielt. Ferner werden wir erkennen, dass, wenn auch die erste Anlage der Mesodermfalten durch eine active Formveränderung eingeleitet war, doch später die im Vergleich zu den benachbarten Theilen grössere Wachsthumsenergie der Mesodermfalten ihre weitere Ausbildung und die Gliederung derselben in Ursegmente verursacht.

Die Wachsthumsenergie ist im Allgemeinen anfangs in der vorderen Körperregion eine grössere und hält mit der nach hinten fortschreitenden Differenzirung gleichen Schritt.

Wir wollen nun auf die Einzelheiten in der Mechanik der Entwicklungsprocesse etwas näher eingehen.

Während der Bildung der ersten zwei Ursegmente, wo zugleich die Ueberwachsung der Medullarplatte stattfindet, sind die mechanischen Processe am lebhaftesten; sie führen zu einer bedeutenden dorsoventralen Depression des Embryo, welche sehr deutlich in Fig. 37 zu erkennen ist und, wie die Schnittreihen lehren, am hinteren Körperende am auffallendsten sich ausprägt (Fig. 78, 81). Von den Stadien mit 2 und 3 Ursegmenten an, deren dorsoventraler Durchmesser in Folge der Depression geringer ist als der Breitendurchmesser, macht sich wieder eine stetige seitliche Comprimirung geltend.

Ich möchte bei der Mechanik dieser Processe dem Endoderm die überwiegende active Rolle zuschreiben. Man wird schon bei oberflächlicher Betrachtung der Abbildungen viel eher der dicken Endodermschichte eine active Leistung bei den Formveränderungen zumuthen, als der dünnen ektodermalen Deckschichte. Die Hauptaction bei der Einstülpung des Rückentheils und die mächtige Abflachung des Embryo mag vom Endoderm ausgehen; doch wird die Ueberwachsung der Medullarplatte, wie wir weiterhin sehen werden, auf Wachsthumsenergien innerhalb des Ektoderms selbst zurückzuführen sein. Auch bei der seitlichen Comprimirung des Embryo und den im Inneren immer schärfer sich herausbildenden Faltungen sind gewiss Wachsthums- und Bewegungsvorgänge des Endoderms die überwiegende Ursache.

Wenn wir das Detail der mechanischen Processe näher betrachten, so zeigt es sich also, dass ganz verschiedenartige

Bildungen durch einen und denselben mechanischen Process in Zusammenhang gebracht sind. So werden wir erkennen, dass das Auftreten der Rückenfurche nicht nur die Bildung des Nervenrohres einleitet, sondern in ebenso inniger Beziehung zur Bildung der Mesodermfalten steht. So können wir auch bei der Betrachtung der Schnittreihen sehen, dass jene zwei Längsfurchen, welche die mediane Begrenzung der Mesodermfalten bilden und bei dem Einsinken des Rückens eine wichtige Rolle spielen, in ebenso inniger Beziehung zur Einkrümmung des Nervenrohres, wie zur Bildung der Mesodermfalten stehen.

Die Bildung der Mesodermfalten ist zunächst auf eine bedeutendere Flächenausdehnung des Endoderms in der Rückregion zurückzuführen.

Auch die Bildung der Ursegmente lässt sich auf mechanische Vorgänge im Endoderm zurückführen. Wir sehen, dass die Bildung des ersten Ursegmentes durch eine Abflachung der Endodermzellen vor der Ursegmentregion eingeleitet wird. Damit ist nothwendigerweise eine Ausdehnung dieser Schichte bedingt, durch welche das Zellenmateriale nach hinten gestaut wird, und durch diese Stauung ist die quere Faltung, die zur Abgliederung des Ursegmentes führt, verursacht.

Die Bildung der nachfolgenden Ursegmente möchte ich auf eine ähnliche Stauung des Zellenmaterials der Mesodermfalten in der Längsaxe zurückführen, wie bei der Bildung des ersten Ursegmentes. Die Embryonen strecken sich namentlich während der Bildung der nächsten Ursegmente in die Länge. Diese Längsstreckung scheint nun im Bereiche der Ursegmentregion der Mesodermfalten eine ausgiebigere als in den benachbarten Theilen des Embryo.

Die überwiegende Längsstreckung im Bereiche der Ursegmente, durch welche eben die Faltungen verursacht werden, scheint, sowie die Längsstreckung der Embryonen im Allgemeinen, einestheils durch Formveränderung der Zellen bewirkt zu werden, anderntheils durch Wachsthum, welches durch Aufbrauchung der Dotterkörperchen vermittelt wird.

Die Formveränderung der Zellen können wir sowohl in Fig. 43—47 als auch an den Schnittreihen erkennen. Wir sehen nämlich, dass die Zellen der Mesodermfalten namentlich im Bereich der Ursegmente niedriger werden und daher eine bedeutendere Flächenausdehnung der von ihnen zusammengesetzten Zellplatte bedingen.



Anderseits können wir, da wir aus den Schnitten (Fig. 87, 89) ersehen, dass die Dotterkörnchen in den Ursegmentzellen schneller aufgebraucht werden als in den übrigen vom primären Endoderm gebildeten Theile, auf eine überwiegende Wachsthumsenergie im Bereiche der Ursegmente schliessen.

Auf die Wachsthumsenergien und ihre Differenzen im Ektoderm kann man ebenfalls aus dem Verhalten der Dotterkörnchen in der Medullarplatte und im übrigen Exoderm schliessen. Wenn wir z. B. die Schnittreihe (Fig 86 bis 92 auf Tafel VIII) eines Embryo von 4—5 Ursegmenten betrachten, so fällt es uns auf, dass die Medullarplatte noch viel reichlicher Dotterkörnchen enthält als das übrige Ektoderm, so dass die Zellen der Medullarplatte mehr Aehnlichkeit mit den Endodermzellen als mit den näher verwandten Ektodermzellen zeigen. Dies gewährt uns einen tieferen Einblick in die Mechanik der abgelaufenen Processe. Wir werden nämlich die Abgrenzung der Medullarplatte von den benachbarten Ektodermzellen dadurch erklären, dass die Wachsthumsenergie in dem benachbarten Ektoderm, wo die Dotterkörnchen rascher zur Auflösung kommen, eine stärkere ist, als in der Medullarplatte. Diese überwiegende Wachsthumsenergie der benachbarten Ektodermtheile führt zuerst zu einer Discontinuität zwischen diesen und der Medullarplatte und dann zur Ueberwachsung der letzteren.

Es sind also einige Processe durch gröbere mechanische Verhältnisse erklärbar. Doch müssen wir im Auge behalten, dass die weitaus überwiegende Menge der Erscheinungen nur auf solche Ursachen zurückgeführt werden kann, die wir, ohne sie näher zu kennen mit der ganz allgemeinen Bezeichnung „Protoplasmathätigkeit“ zusammenfassen müssen.

Zweiter Abschnitt der dritten Entwicklungsperiode.

(Periode der Chordabildung.)

In dem zweiten Abschnitte der als dritte Entwicklungsperiode bezeichneten Epoche streckt sich die Körperform bei gleichzeitiger seitlicher Comprimirung noch in erhöhtem Masse.

Von inneren Vorgängen sind hervorzuheben: die weitere Vermehrung der Ursegmente und die weitere Differenzirung derselben, — namentlich die Vorgänge am ersten Ursegmente, von welchem aus ein Fortsatz als Mesodermanlage des Kopfes (s. str.) in das vordere Körperende hineinwächst —, dann als besonders charakteristisch für diese Epoche die Bildung der Chorda, ferner die weitere Ausbildung des Nervenrohres und endlich die Aus-

bildung zweier vorderer Darmausstülpungen, die sich dann allmälig abschnüren.

Die Veränderung der Körperform im Allgemeinen kennen wir schon durch die Untersuchungen Kowalevsky's. Die Veränderungen, welche die Ursegmente in dieser Epoche erleiden, hat Kowalevsky nur zum Theile und beiläufig angedeutet. Die Chordabildung kennen wir durch die Arbeit Kowalevsky's nur insoferne, als die Abstammung derselben vom Endoderm unter Betheiligung einer dorsalen Rinne desselben nachgewiesen wurde. Wir werden auf die Angaben Kowalevsky's bei der Erörterung der Entwicklungsverhältnisse der einzelnen Organe noch eingehender zurückkommen.

Chordabildung.

Wir wollen zunächst die diesen Abschnitt charakterisirende Bildung der Chorda näher schildern.

In seiner ersten Abhandlung gibt Kowalevsky an, dass die Chorda schon während der Schliessung der Rückenwülste als ein Strang von Zellen entstehe, der nur aus einer unbedeutenden Anzahl von grossen Zellen zusammengesetzt sei. Kowalevsky, erörtert in seiner zweiten Arbeit diese unrichtigen Angaben nicht, sondern geht mit Stillschweigen darüber hinweg.

Man kann aus dieser zweiten Arbeit wohl entnehmen, dass die Chorda sich in einem späteren Zeitpunkte anlegt. Auch wurde erkannt, dass die Chorda aus dem Endoderm entsteht, und auf die Bedeutung einer medianen dorsalen Endodermfalte für die Entwicklung der Chorda hingewiesen.

Kowalevsky gibt an, dass das Endoderm in seiner oberen Hälfte in drei Falten zerfällt. Er beschreibt ferner, dass man an einem Schnitte durch einen Embryo mit ungefähr vier Ursegmenten „in der Mittellinie eine kleine Falte oder genauer eine Rinne, da dieselbe von oben sehr schwach abgegrenzt ist, findet". An einem älteren Embryo mit etwa acht Ursegmenten (dessen Querschnitte übrigens nicht correct dargestellt sind) sieht man „die scharf von den umgebenden Geweben getrennte Chorda dorsalis und unter derselben eine sehr feine Schichte des unteren Darmdrüsenblattes".

Ueber die Anzahl oder Grösse der Zellen, welche diese Chorda-Anlage zusammensetzen, macht Kowalevsky hier keine Mittheilung und erwähnt auch nichts über die Beziehung dieser Thatsachen zu seinen früheren Angaben.

Ich kann die Angaben Kowalevsky's in wesentlichen Punkten bestätigen; doch will ich hervorheben, dass die mittlere Falte des Endoderms nicht ganz in die Bildung der Chorda aufgeht, sondern dass die seitlichen Zellen derselben die dorsalen Schlussstücke des Darmes bilden. Auch ist die Chorda zu jener Zeit, wo Kowalevsky dieselbe als vollkommen vom Darmblatte gespalten darstellt, noch mit demselben in continuirlichem Zusammenhange, und auch in späteren Stadien, wenn dieselbe schon zur Abgrenzung gekommen ist, nimmt sie noch eine Zeitlang an der Begrenzung des Darmlumens Theil. Weitere Differenzen, die ich hier nicht näher ausführen will, kann man aus der Vergleichung der Abbildungen entnehmen.

Ich will nun die ausführliche Beschreibung meiner eigenen Beobachtungen folgen lassen.

Am lebenden Objecte sind die ersten Vorgänge der Chordabildung nicht genauer zu verfolgen. Man sieht wohl, dass sich dorsal vom Darme in der Gegend der Ursegmente ein Strang abgrenzt, der anfangs nicht bis in das Vorderende des Körpers, sondern nur bis an das Vorderende des ersten Ursegmentes reicht und erst allmälig nach vorne hin auswächst. Auch nach hinten schreitet die Bildung der Chorda während der weiteren Abgliederung der Ursegmente fort. Das Studium des lebenden Objectes ergibt also in diesen Stadien nur wenig Resultate. In späteren Stadien, bei der histologischen Differenzirung der Chorda, ist aber das Studium des lebenden Objectes wieder von besonderer Wichtigkeit, um das Auftreten der Vacuolen in der Chorda zu verfolgen.

Viel weiter kommen wir durch das Studium von Präparaten (Osmium-Carmin-Glycerin-Präparate). Man kann da erkennen, dass die Chorda aus der oberen Darmwandung entsteht. In den ersten Stadien, wo man die Chorda-Anlage wahrnehmen kann, nimmt sie nämlich noch unmittelbar an der Begrenzung des Darmlumens Antheil (Fig. 48). Auch kann man sehen, dass die in der Profilansicht mehrschichtig erscheinende Anlage hinter der Ursegmentregion in das einfache Endodermepithel übergeht.

In den späteren Stadien mit neun Ursegmenten erscheint die Chorda in der Region der Ursegmente von der Begrenzung des Darmlumens ausgeschlossen und nach vorne hin bis in das vordere Körperende verlängert (Fig. 50).

Bei Betrachtung der ganzen Embryonen möchte man zu der Ansicht kommen, dass die Chorda im Bereiche der Ursegmente

von dem Endoderm aus gebildet werde und dann durch secundäres Auswachsen dieser Anlage sich in das vordere Körperende ausdehne (Fig. 48, 50, 54). Wir werden bei Betrachtung der Querschnitte erkennen, dass dies nicht der Fall ist, sondern dass das Vorderende der Chorda aus dem vor der Ursegmentregion gelegenen Endoderm an Ort und Stelle gebildet wird.

Die wichtigste Methode für die Erforschung der Chordabildung ist das Studium der Querschnitte.

Wir müssen hier zur Betrachtung der Querschnitte des früheren Entwicklungsabschnittes zurückkehren, um einige Verhältnisse zu beachten, welche die Bildung der Chorda vorbereiten. Man kann nämlich schon an dem Stadium mit drei Ursegmenten (Fig. 83, 84) erkennen, dass der dorsale mediane Darmtheil, der zwischen den Mesodermfalten liegt, sich zu einer flachen Rinne zusammenkrümmt, deren Concavität dem Darmlumen zugekehrt ist. Diese Rinne vertieft sich in den Stadien mit vier und fünf Ursegmenten bedeutend (Fig. 88, 94) und es kommt endlich in dem Stadium mit sechs Ursegmenten (Fig. 97) zur Bildung einer scharf ausgeprägten Falte, zunächst in der Region der vorderen Ursegmente und allmälig auch in der der hinteren Ursegmente. Weiter nach hinten in der Region der ungegliederten Mesodermfalte flacht sich die Chordafalte allmälig ab (Fig. 91, 92). Das Lumen der Rinne wird bei dem Faltungsprocesse zu einem engen Spalt, so dass die inneren Enden der Zellen der rechten und linken Hälfte der Falte endlich einander berühren (vergl. Fig. 98, 101).

Zur Zeit, da diese Faltung sich scharf ausprägt, sind die Spalten, welche die Ursegmenthöhlen mit dem Darmlumen verbinden, schon verschlossen und nur noch durch die schärfere Abgrenzung der Zellen an dieser Stelle angedeutet. Die Chordabildung wird also zu einer Zeit, wo die Ursegmente schon vollkommen vom Endoderm gesondert sind, erst vorbereitet.

Die Chorda wird nun in den nachfolgenden Stadien auf Kosten dieser dorsalen Darmfalte gebildet, also aus dem Materiale jener medianen dorsalen Endodermplatte, welche bei der Bildung der Mesodermfalten und Ursegmente zwischen denselben zur Sonderung kam. Doch wird diese Endodermplatte, wie schon erwähnt, nicht ganz zur Bildung der Chorda aufgebraucht, sondern die seitlichen Zellen derselben schliessen sich dem ventralen Endodermtheile an. Es ist nun, da dieser Anschluss früher erfolgt, als die Chorda zur Abspaltung kommt, schwer, diesen Nachweis ganz exact für die Region der vorderen Ursegmente zu führen. Es ist

die genaue Vergleichung der Abbildungen zahlreicher Schnittreihen hiezu nothwendig. Leichter gelingt dies bei der späteren abgekürzten Entwicklung der nachfolgenden Ursegmente. So können wir in Fig. 102 und Fig. 101 (vergl. auch Fig. 118 und 141) gut erkennen, dass nur der mittlere Theil der Endodermplatte der Chorda-Anlage angehört.

Wir wollen nun zunächst die Wandlungen in's Auge fassen, welche die Chorda-Anlage im Bereiche eines der vorderen Ursegmente im Allgemeinen durchmacht.

Die Chordafalte besteht ihrer Entwicklung gemäss aus zwei Reihen von Zellen, die gegen die Mittellinie hin nach jenem Spalte, welcher aus dem früheren Lumen der Rinne hervorgegangen ist, in etwas schiefer Richtung geneigt sind (Fig. 98, 101). Den Uebergang der rechten zur linken Zellreihe bildet auf dem Querschnitte eine in der dorsalen Mittellinie gelegene Zelle. Diese dorsalen Zellen der Chorda-Anlage liegen in einer Reihe hintereinander, welche bei der Betrachtung eines solchen Embryo von der Rückenseite durch die regelmässige Anordnung der Zellen auffällt (Fig. 49).

Alsbald verschwindet der auf den Faltungsprocess zurückführbare geradlinige Spalt der Chorda-Anlage, und zwar dadurch, dass die Zellen von beiden Seiten her zwischen einander hineinzuwachsen beginnen (Stadium mit 6 Ursegmenten, Fig. 99, 100). Es wachsen die Zellen sowohl der rechten als der linken Seite über die Mittellinie hinaus. Es geht dadurch der Charakter einer Falte verloren, und die Chorda-Anlage hat nun das Aussehen einer in Bezug auf zellige Zusammensetzung mehrschichtigen dorsalen Verdickung des Darmes.

Dieser dorsale verdickte Theil grenzt sich nun allmälig von den benachbarten Zellen des Darmes scharf ab (Stadium mit 8 Ursegmenten) und zwar so, dass dieser abgegrenzte Strang, der nun als Chorda bezeichnet werden kann, zunächst noch an der Begrenzung des Darmlumens unmittelbar Antheil nimmt (Fig. 109, 110, 111).

Die Chorda-Anlage wird erst allmälig in den nachfolgenden Stadien mit 9 und 10 Ursegmenten von der Begrenzung des Darmes ausgeschlossen, bleibt aber in der ersten Zeit in die obere Darmwand förmlich eingekeilt (Fig. 116).

Zugleich schreitet die Veränderung in der Anordnung der Zellen der Chorda weiter fort. Die Durchwachsung der ursprünglich rechten und linken Zellreihe schreitet nämlich so weit fort, dass

alle Zellen endlich den ganzen Querdurchmesser der Chorda durchsetzen (Fig. 113—117). Damit ist ein Zustand erreicht, welcher für den späteren Bau von Wichtigkeit ist.

Bei Betrachtung der ganzen Embryonen fällt nun bei der dorsalen Ansicht mehr noch als früher die Anordnung der reihenweis gestellten, den ganzen Querdurchmesser der Chorda durchsetzenden Zellen auf (Fig. 52), die früher blos die dorsalen Zellen der Chorda betraf. Bei der Seitenansicht sieht man den Querschnitt der Zellen, von welchen ungefähr vier die Dicke der Chorda einnehmen. Man kann nämlich eine untere und obere Zellreihe und ungefähr zwei weniger regelmässig angeordnete mittlere Zellreihen beobachten (Fig. 50).

Auf diesem Stadium beginnt sich auch schon die histologische Differenzirung der Chorda durch das Auftreten zahlreicher kleiner Vacuolen auszuprägen. Wir werden hierauf bei näherer Betrachtung der histologischen Differenzirungen, die in die nächste Entwicklungsperiode fallen, zurückkommen.

Wir haben nun noch zu erörtern, in welcher Weise das Fortschreiten der Chordabildung nach rückwärts und auch gegen das Vorderende hin erfolgt. Die beschriebenen Veränderungen der dorsalen Endodermfalte finden in den Stadien von der Bildung des 6ten bis zu der des 10ten Ursegmentes statt, und es lässt sich im Allgemeinen ein Vorauseilen der Differenzirungen in der Gegend der vorderen Ursegmente constatiren. Während z. B. im Stadium mit 6 Ursegmenten, in den vorderen Ursegmenten, die mediane Spalte der Chorda-Anlage schon verschwunden ist (Fig. 99, 100), ist dieselbe in dem vorletzten, dem 5ten Ursegmente, noch rein erhalten (Fig. 101), und noch weiter hinten, im 6ten Ursegmente, lässt sich das Lumen der Falte nachweisen (Fig. 102). In der Gegend der hinteren flachen Mesodermfalten ist die mittlere Endodermplatte noch vollkommen abgeflacht (Fig. 103), die Chordabildung also noch nicht eingeleitet.

Das Fortschreiten der Differenzirung von vorne nach hinten, wie es für den metamerischen Typus charakteristisch ist, findet hierin seinen Ausdruck.

Bei der Bildung der späteren Ursegmente erscheint der Process der Chordabildung mehr abgekürzt, was wir weiterhin noch näher erörtern werden.

Von besonderem Interesse ist auch die Bildung der Chorda in dem vorderen, vor der Ursegmentregion gelegenen Körpertheile, namentlich mit Rücksicht darauf, dass Amphioxus durch

die bis ins Vorderende hineinreichende Chorda von allen Wirbelthieren und auch von den Ascidien, also von dem ganzen Stamme der Chordaten sich unterscheidet.

Wir wollen hier erwähnen, dass eigentlich auch in der Gegend des ersten Ursegmentes die Chorda-Entwicklung um ein geringes hinter der des 2ten Ursegmentes zurückbleibt. Man kann dies schon bei Vergleichung der Fig. 87 und 88 ersehen, wo die Faltung der medianen Endodermplatte in der Gegend des ersten Ursegmentes viel weniger ausgesprochen ist, als in der Region des nachfolgenden Schnittes.

Weiterhin sehen wir bei dem Stadium mit 6 Ursegmenten, in der Region des 1sten Ursegments die Chordaspalte noch wohl ausgeprägt (Fig. 98), während dieselbe in der Region des 2ten und der folgenden Ursegmente durch das Einwachsen der Zellen schon verwischt ist (Fig. 100). Das Zurückbleiben der Chordabildung in der Region des 1sten Ursegmentes ist aber nur ganz unbedeutend und nur in wenigen Stadien an guten Querschnitten nachzuweisen.

Viel auffälliger ist das Zurückbleiben der Chorda-Entwicklung in dem vordersten Körperende. Wir sehen, um auf frühere Stadien zurückzugreifen, in Fig. 86, wo ein Schnitt abgebildet ist, der die vordere Oeffnung des Medullarrohres trifft, hier noch keine Spur von jener Rinne, welche die Chordabildung einleitet.

Später sehen wir an den Schnitten, welche derselben Region entsprechen, wohl schon die Faltung eingeleitet, doch ist die Chordabildung in der Ursegmentregion desselben Embryo bedeutend weiter vorgeschritten. Die Figuren 95 und 96 entsprechen ungefähr derselben Stelle des Embryo wie die einem früheren Stadium entnommene Fig. 86. In den dem späteren Stadium angehörenden Schnitten Figg. 95 u. 96 ist das Bild auch dadurch ein auffallend verändertes, dass die Schliessung des Nervenrohres nun weiter vorgeschritten ist und auch dadurch, dass die vom ersten Ursegmente nach vorne auswachsenden Fortsätze von dem Schnitte getroffen werden, während auf Fig. 86 nichts von Mesodermbildung zu sehen war. Ganz vorne ist das Verhalten des Endoderms in diesem Stadium ähnlich wie in Fig. 104 (die einem späteren Stadium angehört). Es ist da noch keine Spur der Chordarinne zu finden.

Betrachten wir nun die Schnittreihe aus dem Vorderende eines noch älteren Embryo. Da sehen wir, dass in der Region, welche der Fig. 95—98 entspricht, der Chordaspalt nun ganz verschwunden ist (Fig. 107). Doch weiter nach vorne finden wir noch immer die offene Rinne (Fig. 106), die sich nach vorne hin ganz verflacht (Fig. 105).

Wir können ferner auch an den älteren Stadien sehen (vergl. noch 112—115), dass die Schliessung der Falte die Durchwachsung der Zellen und die Ausschliessung der Chorda-Anlage von der Begrenzung des Darmlumens in dem Vorderende ganz ähnlich erfolgt wie im Allgemeinen, nur dass hier das Fortschreiten des Processes von hinten noch vorne beobachtet wird.

Die vollkommene Sonderung der Chorda im vorderen Körperende wird erst in dem ersten Stadium der nächsten Entwicklungsperiode vollendet (vergl. Fig. 120—123).

Die Details dieses Processes will ich nicht näher ausführen, sondern nur auf die Vergleichung der Figuren hinweisen. Es entsprechen Fig. 87, 94, 97—99, 109, ferner Fig. 93, 96, 108, 115, 123, ferner Fig. 86, 95, 107, 122, ferner Fig. 105—106, 113 bis 114, 121, ferner Fig. 104, 112, 120 je der gleichwerthigen Körperregion.

Weitere Ausbildung der Ursegmente.

Wir wollen nun zur Betrachtung derjenigen Entwicklungsprocesse, welche die Ursegmente betreffen, schreiten.

Wir können schon durch das Studium ganzer Embryonen erkennen, dass die Höhlung zunächst der vorderen Ursegmente sich vollkommen von der Darmhöhle abschliesst (Fig. 49). Auch lässt sich bei der Betrachtung der Embryonen von der Rückenseite erkennen, dass die Ursegmenthöhlen durch Abflachung der Zellen sich vergrössern (Fig. 49, 52).

Zugleich breiten sich die Ursegmente zwischen Ektoderm und Endoderm eindringend ventralwärts aus. Man kann dies an den Abbildungen eines Embryo mit sieben Ursegmenten, Fig. 48, und mit neun Ursegmenten, Fig. 50, schrittweise verfolgen.

Ferner ist in der Anordnung der Zellen ein Verhältniss eingetreten, welches unsere besondere Aufmerksamkeit erregt. Die Zellen, die gegen das Ektoderm hin gelegen sind, und diejenigen, welche die Scheidewände zwischen den einzelnen Ursegmenten bilden (Fig. 52), erscheinen am meisten abgeflacht. Höher erscheinen die Zellen, welche der Chorda anliegen. Diese letzteren Zellen ordnen sich nun, schon während die vollkommene Abschnürung der Ursegmente erfogt, in der Weise an, dass sie die ganze Länge des Ursegmentes durchsetzen. Dies ist sowohl an den optischen Frontalschnitten (Fig. 52), die wir bei Rückenansicht des Embryo erlangen, als auch bei der Seitenansicht (Fig. 51) zu beobachten.

Diese langgestreckten, der Chorda anliegenden Zellen, die später die Muskulatur liefern, finden sich in bestimmter Zahl, wie aus den Abbildungen zu ersehen ist, und in regelmässiger Anordnung, auch insoferne als sie der Länge nach in regelmässigen Reihen angeordnet sind, so dass die einzelnen Zellen der auf einander folgenden Ursegmente sich aneinander schliessen.

Wir können auch bei der Seitenansicht des Stadiums mit neun Ursegmenten einen weiteren Fortschritt in der hinteren ungegliederten Körperregion erkennen, indem auch die ungegliederte Mesodermfalte eine deutliche seitliche Abgrenzung erfährt.

Man kann an den ganzen Embryonen noch eine andere wichtige Erscheinung verfolgen, die das erste Ursegment betrifft. Es ist dies die Bildung eines hohlen Fortsatzes vom ersten Ursegment aus, der nach vorne hin allmälig bis in die Spitze des Körpers hineinwächst und jene Körperregion, in welcher kein Mesoderm sich anlegte, durchsetzt.

Betrachten wir nun die Veränderungen, welche die Ursegmente in diesem Entwicklungsabschnitte erfahren, an Querschnitten.

In den Stadien mit fünf und sechs Ursegmenten erfolgt in der vorderen Körperregion der vollkommene Verschluss der Ursegmenthöhlen.

Man kann auch nach der Schliessung des Communicationsspaltes zwischen Ursegment- und Darmhöhle noch eine Zeitlang an den Darmzellen die Stelle desselben in der Anordnung der Zellen durch eine schwach ausgeprägte Discontinuität in der Zellenreihe des Endoderms nachweisen. Man kann da sehen (Fig. 101), dass der Endodermspalt etwas dorsal verschoben wird, was mit der Chordafaltung zusammenhängt.

Wenn wir den Querschnitt eines vollkommen abgeschnürten Ursegmentes betrachten, so finden wir, dass dasselbe eine ungefähr dreieckige Form besitzt (Fig. 97—100). Man kann an demselben drei Seiten unterscheiden, u. z. eine Basis, die von jenen Zellen gebildet ist, welche die Ränder des Communicationsspaltes bildeten, und welche dem Darmcanal anliegen, eine innere Seite, welche der Chorda und dem Nervensysteme anliegt, und eine äussere Seite, die der Haut anliegt.

Die Basis des Dreieckes liefert das Darmfaserblatt.

Die der Chorda anliegenden Zellen, welche, wie wir früher bei der Betrachtung der ganzen Embryonen gesehen haben, sich durch die ganze Länge des Segmentes erstrecken, sind bestimmt, die Seitenrumpfmuskeln zu liefern.

Der restliche Theil der inneren Seite der Ursegmente, welcher der Medullarplatte anliegt, nimmt an der Bildung der Muskeln nicht Antheil, sondern die Zellen desselben werden in den späteren Stadien zu einem flachen Plattenepithel.

Ebenso flachen sich auch die der Haut anliegenden Zellen der äusseren Ursegmentseite ab.

Wir können diese Differenzirungen an dem Stadium mit sechs Ursegmenten schon deutlich ausgeprägt sehen (Fig. 100).

An den folgenden Stadien mit neun Ursegmenten kann man die Ausbreitung der Ursegmente gegen die Ventralseite verfolgen (Fig. 116). Wir sehen, dass diese Ausbreitung von der immer mehr sich abflachenden äusseren Hautplatte und der Darmfaserplatte abhängig ist. Diese Schichten wachsen, indem sie sich keilförmig zwischen Endoderm und Ektoderm schieben, gegen die ventrale Mittellinie. Während diese plattzelligen Schichten sich immer mehr ausdehnen, tritt der Gegensatz zwischen diesen und den hohen Muskelzellen immer auffallender hervor. Die letzteren behalten ihre beschränkte Ausdehnung an den Seitenflächen der Chorda.

Die Form der Muskelzellen wird auf dem Querschnitte eine kolbige, indem ihre inneren Enden, die der Chorda anliegen, sich im Vergleiche zu den äusseren gegen das Lumen der Ursegmente gekehrten Enden bedeutend verschmälern. Dadurch nimmt der Querschnitt der Muskelzellreihe eine fächerförmige Form an. Auf dem Querschnitte findet man in den kolbig verdickten Enden dieser Zellen die Zellkerne. Doch sind dieselben auf einem Schnitte nicht in allen Zellen sichtbar, da ja, wie wir früher gesehen haben (Fig. 51), jede Zelle sich durch die ganze Länge des Ursegmentes erstreckt und in dieser ganzen Ausdehnung nur einen einzigen Zellkern besitzt.

Wir wollen nun noch an Querschnitten das Auswachsen des Kopffortsatzes vom ersten Ursegmente aus prüfen. Man kann sehen, dass schon während der Schliessung des Communicationsspaltes das erste Ursegment nach vorne in einen stumpfen Fortsatz auswächst (Fig. 93, 94). Man kann an diesen Schnitten erkennen, dass das erste Ursegment zugleich schon vollkommen zur Sonderung gekommen ist und die Continuität mit dem Darmblatte aufgegeben hat. Es lässt sich daraus entnehmen, dass der auswachsende Fortsatz nicht durch eine neue Faltung des Endoderms entsteht, wie dies bei der Chorda der Fall war, sondern aus dem Materiale des schon angelegten Ursegmentes sich bildet. Man kann ferner, wenn man die Schnittreihen der verschiedenen Stadien verfolgt,

sehen, wie der hohle Fortsatz immer weiter nach vorne in Regionen, wo früher keine Mesodermbildung vorhanden war, eindringt.

Der Mesodermfortsatz zeigt dann, wie das Ursegment im Allgemeinen eine dreieckige Form (Fig. 95, 96), und die Theile desselben differenziren sich später in ähnlicher Weise. Die Ausdehnung der einzelnen Theile, namentlich des der Chorda anliegenden Theiles ist aber hier eine viel geringere. Die Zellen desselben wandeln sich auch hier sowie im Rumpfe später in das seitlich der Chorda anliegende Muskelband um. Diese Muskelzellreihe ist schon im Bereiche des ersten Ursegmentes und besonders in dem Kopffortsatze viel schmäler als in den anderen Ursegmenten.

Wir können also in dem Kopffortsatze des Mesoderms eine Höhlung, die mit der Höhlung des ersten Ursegmentes zusammenhängt, nachweisen, ferner ebenso wie in der Rumpfregion ein der Chorda anliegendes Muskelblatt, ein äusseres Hautfaserblatt und eine dem Darmfaserblatte entsprechende Lamelle.

Einige wichtige Verhältnisse sind noch in der Seitenansicht des Embryo bei genauerer Betrachtung der Ursegmentgrenzen zu beobachten. Dieselben verlaufen anfangs gradlinig von der Rückenseite zur Bauchseite (Fig. 48). Allmälig beginnen sie sich in ihrem ventralen Abschnitt sanft nach hinten zu krümmen (Fig. 50). Dadurch wird die spätere charakteristische Biegung der Segmentgrenzen eingeleitet.

Auch ein anderer wichtiger Vorgang lässt sich bei genauerer Beobachtung der Ursegmentgrenzen nachweisen. Schon in den frühen Stadien mit acht Ursegmenten lässt sich nämlich der Beginn eines Vorganges nachweisen, welcher den Bau des Amphioxus tief beeinflusst und uns manche bisher unverständliche Eigenthümlichkeit desselben erklärt. Es ist dies eine asymmetrische Verschiebung der Ursegmente. Dieselbe gelangt in der weiteren Entwicklung zu immer schärferer Ausprägung. Wir wollen dieselbe an dem Stadium mit neun Ursegmenten, wo sie schon ganz deutlich ist, näher ins Auge fassen.

Wenn man den Embryo von der Seite betrachtet und das Mikroskop einmal auf die Ursegmentgrenzen der linken Seite, das andere Mal auf die der rechten Körperseite einstellt, so bemerkt man, dass die Ursegmentgrenzen einander nicht decken, sondern dass die der rechten Seite etwas weiter nach hinten zu liegen kommen als die der linken. Besonders klar lässt sich dieses Verhältniss durch Zeichnung mittelst Camera lucida darstellen. Ebenso lässt sich diese Verschiebung durch Betrachtung des Embryo

vom Rücken aus nachweisen (Fig. 52). Diese Verschiebung schreitet allmälig in den ersten Stadien der nächsten Entwicklungsperiode so weit fort, dass sie die Ausdehnung eines halben Ursegmentes beträgt. Wir sehen dann die erste Ursegmentgrenze der rechten Seite nahezu zwischen die erste und zweite der linken Seite fallen — die Verschiebung des ersten Ursegmentes ist nicht ganz so bedeutend, als die der übrigen, — dann die zweite zwischen die zweite und dritte, die dritte zwischen die dritte und vierte u. s. f. (Fig. 54). Am Hinterende, wo die jüngsten Ursegmente liegen, ist die Verschiebung noch nicht so bedeutend, sondern erst in der Entwicklung begriffen und wird erst zugleich mit der Differenzirung dieser Ursegmente vollendet. Die ursprünglich symmetrischen Anlagen erfahren zugleich mit der Differenzirung stets eine solche Verschiebung, dass das Alterniren der Ursegmentgrenzen hergestellt wird.

Medullarrohr.

Am lebenden Objecte lässt sich der Verschluss des Medullarrohres, durch das Auftreten einer, Anfangs sehr dünnen, der äusseren Haut anliegenden Schichte, welche die früher offene Rinne zum Rohre schliesst, erkennen. Ferner lässt sich am lebenden Objecte bei sehr starker Vergrösserung nachweisen, dass die Zellen des Medullarrohres, gerade so wie die äusseren Ectodermzellen, Geisselzellen sind. Man kann die zarten langen, nach hinten gerichteten Geisseln von jenen Stadien an verfolgen, wo das Lumen der Medullarrinne deutlich wird. Wahrscheinlich haben diese Zellen ihren Charakter als Geisselzellen auch während der Einstülpung beibehalten. Genaueren Aufschluss über die Schliessung des Medullarrohres geben uns die Querschnitte.

In dem vorliegenden Entwicklungsabschnitte krümmt sich die schon rinnenförmig vertiefte Medullarplatte zusammen, so dass die Schliessung der ursprünglich unterhalb des Exoderms offene Rinne zu Stande kommt.

Wir wollen diesen Process zunächst an einem einzelnen Ursegmente verfolgen.

Wenn wir Schnitte aus derselben Region des Embryo von verschiedenen Stadien mit einander vergleichen, so sehen wir, dass die Medullarplatte sich während der tieferen Einkrümmung bedeutend verschmälert. Diese Verschmälerung ist zum Theile darauf zurückzuführen, dass die einzelnen Zellen ihre Form verändern, indem sie höher und schmäler werden. Anderseits ist dies durch die Streckung des Embryo bewirkt. Bei dieser Streckung findet

eine Verschiebung des Zellenmateriales statt; denn wir sehen, dass in den älteren Stadien eine geringere Anzahl von Zellen den Querschnitt der Medullarplatte zusammensetzen als in den jüngeren Stadien.

Wenn die Einkrümmung einen so hohen Grad erreicht hat, dass die Randzellen der Medullarplatten schon stärker gegen die Mittellinie vorrücken, so wird die Schliessung endlich dadurch vollendet, dass diese Zellen sich gegen die Mittellinie verlängern und dort mit einander verwachsen (Fig. 116—119).

Das Lumen des nun geschlossenen Medullarrohres ist Anfangs dorsoventral, elliptisch verlängert und nimmt erst später einen runden Querschnitt an. Der Querschnitt des ganzen Medullarrohres erinnert in seiner Form noch immer an die früheren Stadien (Fig. 116, 118), indem die dorsalen Kanten des Medullarrohres noch weit ausgezogen seitwärts reichen. Erst allmälig wird, wie wir an den späteren Stadien sehen werden, durch Verkürzung dieser Zellen (sehr lehrreich ist Fig. 117) der Querschnitt des Medullarrohres ein rundlicher (Fig. 125—128). Der Querschnitt des Medullarrohres ist zunächst ein ungefähr trapezoider (Fig. 116, 118). Die ventrale Seite ist ein wenig rinnenförmig vertieft und diese Rinne liegt der dorsalen Fläche der Chorda an. Diese trapezoide Form wird alsbald durch die Verschmälerung der dorsalen Fläche verändert. Der Querschnitt des Medullarrohres ist nun rundlich mit einem ventralen Ausschnitte für die obere Chordafläche (Fig. 126—128).

Die Schliessung des Medullarrohres erfolgt nicht, wie man nach der im allgemeinen von vorne nach hinten fortschreitenden Differenzirung vermuthen würde, von vorne nach hinten, sondern die Zusammenkrümmung und Schliessung erfolgt am Hinterende etwas früher und schreitet nach vorne hin fort. Es ist dies vielleicht durch den Zusammenhang mit dem mechanischen Processe der Mesodermfaltenbildung und der Verschmälerung der Körperform zu erklären.

Es erübrigt noch das Verhalten der Medullarplatte in der vorderen Körperregion zu erörtern, wo Verhältnisse vorliegen, die sich von denen des typischen Ursegmentes unterscheiden.

Die Medullarplatte reicht, wie wir an den Schnitten der früheren Stadien gesehen haben, noch über die Ursegmentregion hinaus nach vorne und der letzte Ausläufer derselben bildet dort den Boden der an dieser Stelle nach aussen offenen Rinne (Fig. 86).

Die Schliessung dieser Oeffnung schreitet noch während dieser Entwicklungsperiode langsam fort, wie schon erwähnt in der Richtung von hinten nach vorne, wie dies aus der Vergleichung der Schnittserien und aus der genaueren Vergleichung der Profilansichten der Embryonen ersichtlich ist.

Das Vorderende der Medullaranlage zeichnet sich auch noch durch andere Eigenthümlichkeiten vor den weiter hinten folgenden Theilen aus. Man kann schon in früheren Stadien sehen, dass die Medullarplatte in der Region des ersten Ursegmentes etwas massiger angelegt ist als weiter hinten. Während der Schliessung des Medullarrohres tritt nun dieses Verhältniss immer schärfer hervor; durch die bedeutende Streckung der Embryo wird auch das Medullarrohr bedeutend dünner. Von dieser Streckung wird nun das Vorderende des Medullarrohres weniger betroffen, so dass es verhältnissmässig noch immer massiger hervortritt. Während das Medullarrohr vom zweiten Ursegmente an einen kleineren Querschnitt zeigt, findet man in der Region der vorderen Hälfte des ersten Ursegmentes und noch weiter vorne in der Region des mesodermalen Kopffortsatzes, wo das Medullarrohr noch nach aussen offen ist, die Medullarplatte viel massiger und besonders in der Breite von einer bedeutenden Ausdehnung (vergl. Fig. 113—115 mit 116, ferner Fig. 122—124 mit 125). Auch der Centralcanal besitzt in der Gegend des ersten Ursegmentes einen beträchtlicheren Durchmesser. Die Medullaranlage zeigt also am Vorderende des Körpers, namentlich von der Vorderhälfte des ersten Ursegmentes an eine unverkennbare Anschwellung.

Dies ist auch an der Profilansicht des Embryo zu erkennen und bei der Rückenansicht durch die weit über die Chorda hinausragende Breite bemerkbar (Fig. 56).

In der Richtung nach vorne ist die Medullarplatte noch immer nicht zur vollkommenen Sonderung gelangt. Man sieht nämlich in der Profilansicht des Embryo die Zellreihe der Medullarplatte in ununterbrochener Continuität in das niedrigere Epithel des vorderen Körperendes übergehen.

Bildung zweier vorderer Endodermsäckchen.

In dem Stadium mit sieben Ursegmenten tritt in der vorderen Körperregion, also vor der Ursegmentregion, am Endoderm eine Bildung auf, deren merkwürdige Schicksale in den späteren Stadien besonders unsere Aufmerksamkeit auf sich lenken werden. Diese Bildung besteht in zwei dorsalen Falten des Endoderms. Dieselben treten ungefähr gleichzeitig mit der Bildung der Chordafalte in

dieser Region auf und die Lagerungsbeziehungen derselben zur Chordafalte erinnern an die der Mesodermfalten in der Rumpfregion (Fig. 105, 106).

In dem vorliegenden Entwicklungsabschnitte tritt die Ausbildung dieser Falten immer schärfer hervor und dieselben bilden zwei seitliche, anfangs symmetrische Blindsäcke am Vorderende des Darmcanales. Man kann die Verhältnisse sowohl bei der Seitenansicht (Fig. 48, 50) und der Ventralansicht (Fig. 53) der Embryonen, als auch an den Querschnitten (Fig. 105, 106 und Fig. 113, 114), erkennen.

An den Querschnitten der älteren Embryonen dieses Entwicklungsabschnittes fällt uns noch das Verhalten dieser Falten zu dem mesodermalen Kopffortsatze des ersten Ursegmentes auf. Wir sehen, dass sich derselbe dorsal zwischen die Endodermfalte und das Nervensystem einschiebt.

Diese dorsalen Falten schnüren sich später vom Darme ab und zeigen bei der weiteren Entwicklung ein sehr auffallendes asymmetrisches Verhalten. Wir werden diese Vorgänge in der nächsten Entwicklungsperiode kennen lernen. Ich will nur erwähnen, dass die asymmetrische Ausbildung schon in den Stadien mit neun, zehn und eilf Ursegmenten beginnt.

Das Epithel.

Wir wollen noch einige Bemerkungen über die Veränderungen an der äusseren Epithelschichte anfügen. Bei der Ausdehnung, die der Embryo während dieser letzten Entwicklungsperiode erfährt, wird das Epithel immer niedriger, so dass die einzelnen Zellen immer mehr von der Form eines Cylinderepithels zu der eines Pflasterepithels übergehen. Nur an der vorderen Körperspitze und an dem Hinterende bleiben die Zellen hochcylindrisch.

Die Geissel, welche, wie schon erwähnt, jede Zelle trägt, wächst im Verlaufe der Entwicklung zu beträchtlicher Länge, wie dies in Fig. 50 zur Darstellung gekommen ist.

Auflösung der Dotterkörnchen.

Die Auflösung der Dotterkörnchen und damit die Durchsichtigkeit der Embryonen schreitet während dieser Entwicklungsperiode immer fort.

Im allgemeinen enthalten die Zellen des hinteren Körperendes in allen Schichten reichlichere Dotterkörnchen als die Zellen im übrigen Körper.

In Bezug auf die Körperschichten lässt sich hervorheben, dass die Dotterkörnchen am schnellsten im äusseren Epithel zur Auflösung kommen, wo sie zu Ende dieser Entwicklungsperiode schon nur spärlich vorhanden sind. Sodann folgt das Mesoderm, dann die Medullarplatte und endlich das Endoderm in Bezug auf die Raschheit, mit welcher die Dotterkörnchen zur Auflösung kommen (vergl. die Schnitte auf Taf. VIII).

Vierte Entwicklungsperiode.

Periode der histologischen Differenzirung.

Sowie die dritte Entwicklungsperiode als diejenige bezeichnet werden kann, in welcher die Differenzirung der Organe aus den zwei primären Keimblättern erfolgt, so kann man als die wesentlichsten Vorgänge der vierten Entwicklungsperiode die histologischen Differenzirungen bezeichnen, welche diese Organe betreffen. Namentlich ist die Bildung der Muskeln, die histologische Differenzirung der Chorda und des Faserstranges im Medullarrohr hervorzuheben.

Die Bildung von neuen Organen ist in dieser Entwicklungsperiode nur von untergeordneter Bedeutung. Es werden die zwei vorderen Darmausstülpungen, die wir im Vorhergehenden erwähnten, vollkommen vom Darme abgeschnürt und in merkwürdiger Weise umgestaltet. Ferner wird eine schon von Schultze und Leuckart und Pagenstecher an älteren Larven gesehene und von Kowalevsky genauer beschriebene Drüse angelegt. Die Bildung des vertralen Blutgefässes wird eingeleitet. Schliesslich wird zu Ende dieser Entwicklungsperiode der Durchbruch von Mund und erster Kiemenspalte und des Afters vorbereitet.

Wenn nun auch das Wesentliche dieser Entwicklungsperiode in der histologischen Differenzirung beruht, so ist doch die auffallendste Erscheinung die grosse Veränderung in der äusseren Form, der Larve. Die eiförmige Gestalt wurde in der vorigen Entwicklungsperiode durch Verlängerung und seitliche Comprimirung etwas verändert, ohne aber zu einer charakteristisch ausgeprägten Körperform zu führen. In der vorliegenden Entwicklungsperiode aber erhält der Körper durch bedeutende Streckung, fortgesetzte seitliche Comprimirung, durch Auswachsen der Exodermzellen des Hinterendes zu einer Schwanzflosse und durch schnauzenförmige Verlängerung des vorderen Körperendes eine fischähnliche Form, die schon lebhaft an den Wirbelthiertypus erinnert (Taf. V, Fig. 54—61).

Die Mesodermgebilde.

Wir wollen zunächst die Veränderungen, welche die Mesodermbildungen betreffen, ins Auge fassen.

Kowalevsky's Untersuchungen haben über die Differenzirungen der Ursegmente sehr wenig Aufschluss gegeben. Er hat nur angegeben, dass sie zur Bildung der Muskulatur dienen. Ferner ist seine Vermuthung hervorzuheben, dass die Höhle der Ursegmente zur Leibeshöhle werde. Ich will hier meine eigenen Erfahrungen hierüber folgen lassen.

Die Vermehrung der Ursegmente schreitet in dieser Entwicklungsperiode nur mehr langsam fort. Die Streckung des Körpers ist auch nicht auf ein Auswachsen des Hinterendes, sondern vornehmlich auf Ausdehnung der schon vorhandenen, und zwar besonders der vorderen Körpersegmente, zurückzuführen. Die Anzahl der Ursegmente nimmt bis zum Durchbruche der Mundöffnung, welche uns das Ende dieser Periode bezeichnet, nur bis auf vierzehn zu (Fig. 59, 61).

Die Bildung dieser Ursegmente erfolgt auf dieselbe Weise wie früher. Die Ursegmenthöhlen stehen mit der Darmhöhle eine Zeitlang in offener Verbindung (Fig. 128, 141).

Nach hinten folgt auf das vierzehnte Ursegment noch eine ganz kurze ungegliederte Mesodermfalte, welche am Hinterende des Gastrulamundes mit den zwei grossen rundlichen Polzellen des Mesoderms abschliesst. Das Lumen der Mesodermfalten steht noch mit dem Lumen des Darmes in offener Communication (Fig. 143), und erst am Schlusse dieser Entwicklungsperiode kommt es zur vollkommenen Abtrennung der ungegliederten Mesodermfalten vom Darmcanale, so dass sie dann als vollkommen vom Endoderm gesonderte Bildungen vorliegen.

Die Veränderungen, welche die Ursegmente in dieser Pereriode erleiden, betreffen 1. Formveränderungen und 2. histologische Differenzirungen.

Was die Formveränderungen anbelangt, so ist vor allem hervorzuheben, dass die Ursegmente allmälig bis zur ventralen Mittellinie vorwachsen. Dabei wachsen nicht nur die Haut und Darmplatte, sondern auch die Dissepimente, so dass die Ursegmenthöhlen auch in ihrem ventralen Theile durch die Dissepimente in segmentale Abtheilungen zerfallen (Fig. 57). Erst zu Ende dieser Entwicklungsperiode werden die Dissepimente in dem ventralen Abschnitte rückgebildet und bleiben auf den dorsalen Theil des Körpers beschränkt.

Die Biegung der Ursegmentgrenzen, die Anfangs nur in einer schwachen nach rückwärts gerichteten Krümmung ihres ventralen Theiles sich zeigte, wird immer ausgeprägter, so dass es zuletzt zu einer winkeligen Knickung dieser Linien kommt. Die Spitze des Winkels liegt in der Region der Chorda (Fig. 54, 61) und verschiebt sich allmälig noch ein wenig dorsalwärts. Die beiden Schenkel, sowohl der kürzere dorsale, als auch der längere ventrale, sind nach rückwärts gerichtet. Der Winkel wird im Verlaufe der Entwicklung immer spitzer, und namentlich der ventrale Schenkel, der nach Rückbildung des ventralen Theils der Dissepimente nicht mehr so weit reicht, ist schärfer nach hinten gerichtet (Fig. 61 A).

Wir wollen nun die histologischen Differenzirungen des Mesoderms ins Auge fassen. Wie wir schon früher gesehen haben, werden alle Theile des Ursegmentes, sowohl die Hautplatte als auch die Darmplatte und der dem Medullarrohre anliegende Theil von Zellen zusammengesetzt, die eine bedeutende Abplattung erfahren; nur die der Chorda anliegenden Zellen, welche die Seitenrumpfmuskeln zu bilden bestimmt sind und die jederseits ein schmales in der ganzen Länge des Körpers verlaufendes Band zusammensetzen, bestehen aus hohen Zellen, deren Beschaffenheit wir schon früher näher geschildert haben.

Die Differenzirung der Muskeln nimmt nun in diesen Zellen ungefähr in den Stadien mit zehn Ursegmenten ihren Anfang. An den Larvenstadien mit eilf Ursegmenten konnte ich schon schwache seitliche Zuckungen, die auf die Action der Muskeln zurückzuführen sind, beobachten. Die anfangs sehr zarten Fibrillen werden im Verlaufe dieser Entwicklungsperiode immer deutlicher.

Man kann nachweisen, dass jede Zelle zunächst nur eine einzige Fibrille ausscheidet, und da sich die Muskelzellen in der Länge reihenweise aneinanderschliessen und an den ausgeschiedenen Fibrillen eine segmentale Unterbrechung nicht nachzuweisen ist, so kann man eigentlich sagen, dass eine Zellreihe eine gemeinschaftliche Fibrille ausscheide, die sich durch die Länge des Körpers continuirlich verfolgen lässt, und dass sich an der Bildung einer solchen langen Fibrille segmentweise je eine Zelle betheiligt.

Man kann, namentlich wenn die Fibrillen schon deutlicher hervortreten, sowohl am lebenden Objecte als an den Präparaten eine quere Streifung derselben nachweisen (Fig. 59).

Um die Art und Weise, wie die Fibrillen von den Zellen



ausgeschieden werden, kennen zu lernen, wollen wir sowohl die Isolationspräparate als auch Schnitte in Augenschein nehmen.

In Fig. 59 sehen wir ein Stück der Chorda mit den anliegenden Muskelzellen isolirt. Man sieht da, dass die Fibrillen an der medianen Seite der Zellen gebildet werden, also der Chorda unmittelbar anliegen. Bei einer Flächenansicht des Muskelbandes (Fig. 58) sieht man bei der einen Einstellung die langgestreckten Protoplasmakörper der Zellen, die auch noch einzelne Dotterkörnchen enthalten. An den Stellen, wo die Zellkerne liegen, sind die Zellen spindelförmig angeschwollen. Man kann ferner hier sehen, wie die Zellen der aufeinanderfolgenden Ursegmente sich direct in einander fortsetzen. Bei tieferer Einstellung sieht man die schmalen, langgestreckten Muskelfibrillen, deren Zahl mit der der Zellen übereinstimmt.

In Bezug auf diese Uebereinstimmung kann man wohl an Isolationspräparaten zu Irrthümern kommen, da leicht eine Anzahl der Zellkörper vom Muskelbande weggerissen sein kann, während die zugehörigen Fibrillen vorliegen, auch kann durch in Unordnung gebrachte Contouren derselben eine grössere Anzahl vorgetäuscht werden. In dieser Beziehung verschaffen uns die Querschnitte vollkommene Klarheit. An den Querschnitten können wir auch weitere Aufschlüsse über die Form und das Wachsthum der Muskelfibrillen erhalten.

Die Muskelfibrillen kommen an den Querschnitten zuerst als ganz kleine, glänzende Körnchen an der der Chorda anliegenden Fläche der Zellen zur Beobachtung (Fig. 124—127). Die Fibrillen wachsen im weiteren Verlaufe der Entwicklung so, dass sie von der früheren fadenförmigen Form zu einer bandförmigen übergehen. Diese bandförmigen Fibrillen stehen parallel zu einander und in einem etwas spitzen Winkel auf der seitlichen Chordafläche. Sie nehmen die innere Hälfte der Zellen, auf deren Kosten sie wachsen, ein. Zwischen den Muskelbändern bleibt nur höchstens ein Minimalrest von Protoplasma. Dasselbe ist in der äusseren kolbigen Hälfte der Zellen angehäuft (Fig. 130—136).

Diese histologischen Differenzirungen schreiten vom Vorderende nach dem Hinterende zu fort.

Auch die Kopffortsätze des ersten Ursegmentes differenziren sich im Wesentlichen in derselben Weise, nur dass die Anzahl der Muskelfibrillen dort eine geringere ist, entsprechend der geringeren Anzahl von Muskelzellen, und dass in diesen Theilen das Meso-

derm nicht bis in die ventrale Linie vorwächst, sondern auf die Rückenhälfte beschränkt bleibt (Fig. 129, 131).

Wenn die Ausbreitung der Ursegmente bis zur ventralen Mittellinie vorgeschritten ist, so sieht man da zunächst eine einfache Mesodermlamelle zwischen Ectoderm und Darmcanal. Diese Lamelle ist durch Verwachsung der beiderseitigen Ausläufer der Ursegmente entstanden. Diese Lamelle breitet sich aber auch weiter nach hinten, in jene Regionen, wo die Ursegmente noch nicht bis zur ventralen Linie vorgewachsen sind aus. Es lässt sich dies sowohl an der Profilansicht (Fig 60) als auch an den Querschnitten der Embryonen beobachten (Fig. 139). Diese Mesodermlamelle der ventralen Linie ist es, in welcher sich zu Ende dieser Entwicklungsperiode die ersten Andeutungen des Blutgefässsysstems zeigen. Man kann nämlich hier in den letzten Stadien einen hellen Canal nachweisen, der sich vom Hinterende an nach vorne verfolgen lässt. Derselbe ist von äusserst platten endothelartigen Zellen begrenzt, die seine Wandung bilden. In der Region des zweiten Segmentes, wo in der ventralen Mittellinie eine scheibenförmige Verdickung des Endoderms sich findet, welche die Anlage der ersten Kieme bildet, erleidet der Verlauf der Blutgefässanlage eine Abweichung. Der helle Canal wird durch die Anlage der Kieme nach rechts gedrängt, er verläuft längs des äusseren Randes derselben auf der rechten Körperseite und endet blind in der Region der kolbenförmigen Drüse (Figur 61 A). Contractionen dieses Blutgefässes sind erst etwas später zu beobachten, nachdem die Mundöffnung und erste Kiemenspalte schon durchgebrochen sind. Kowalevsky beschrieb dieses Blutgefäss an etwas älteren Stadien. Wir wollen an jener Stelle auf seine Angaben näher eingehen. In Betreff der Entstehung der Gefässe vermuthete Kowalevsky, dass dieselben „aus frei in der Leibeshöhle liegenden Zellen entstehen, welche anfangs zu einem festen Strang sich zusammenlegen, und dass das Lumen nur secundär sich bildet“.

Weitere Ausbildung und histologische Differenzirung der Chorda.

Kowalevsky's Angaben über die histologischen Veränderungen der Chorda sind als unrichtig zu bezeichnen.

Kowalevsky spricht von einer besonderen Chordascheide; diese ist aber in Wirklichkeit nicht vorhanden; vielleicht war es

die dorsale und ventrale Zellreihe der Chorda, die Kowalevsky zu diesem Irrthum führte.

Ferner schildert er die Entstehung der Chordaplatten in einer Weise, wie sie dem thatsächlichen Verhalten nicht entspricht. Er betrachtete dieselben im Anschluss an Max Schultze als Ausscheidungsproducte von Zellen. Es sollen in der Chorda-Anlage, die „aus einer deutlichen Chordascheide und einer centralen Partie aus homogener Substanz besteht", zuerst sehr kleine, stark lichtbrechende Körper auftreten, die dann zu den Chordaplatten verschmelzen.

Wir werden sehen, dass die histologische Differenzirung der Chorda ganz ähnlich, wie im Allgemeinen bei den Wirbelthieren, durch Vacuolenbildung in den Zellen eingeleitet wird. Die Chordaplatten sind die Scheidewände, welche zwischen den langgestreckten Vacuolen liegen.

Kowalevsky hat die bei ihrem ersten Auftreten sehr kleinen und rundlichen Vacuolen für Ausscheidungen gehalten und auch später Vacuolen und Chordaplatten mit einander verwechselt.

Die Irrthümer Kowalevsky's sind auf die unzureichenden Methoden, sowie auch auf die damaligen unzureichenden Ansichten über den histologischen Bau der entwickelten Chorda zurückzuführen.

Bei der weiteren Ausbildung der Chorda in dieser Entwickrungsperiode werden wir zwei Gesichtspunkte besonders beachten, erstens die Formgestaltung und zweitens die histologische Differenzirung.

Vom ersten Gesichtspunkte aus werden wir zunächst das Verhalten der Chorda in einem beliebigen Metamer des Rumpfes, sodann das Fortwachsen der Chorda am Hinterende und endlich das Verhalten im Vorderende des Körpers betrachten.

Wir sahen an den Querschnitten der letzten Stadien der vorhergehenden Entwicklungsperiode im Bereiche der ausgebildeten Metameren den ovalen Chorda-Querschnitt noch zwischen die Zellen des Darmes eingekeilt. In den nächsten Stadien wird nun die Chorda aus der Darmwandung herausgedrängt, sie liegt aber derselben noch immer sehr innig an (Fig. 132—139). In der Region der jüngeren Segmente finden wir noch den früheren Zustand der Einkeilung (Fig. 138, 139). Noch weiter nach hinten finden wir die Chorda noch nicht scharf vom Darm gesondert (Fig. 140), in der Gegend des jüngsten Ursegmentes geht dieselbe in die dorsale Darmfalte über (Fig. 141) und auch diese verflacht sich endlich in der Nähe des Neurointestinalcanales (Fig. 142).

Das Fortwachsen der Chorda am Hinterende erfolgt durch immer weiter nach hinten fortschreitende Abschnürung der Faltenbildung der dorsalen Darmwand. So wie aber die ungegliederten Mesodermfalten, von welchen die Anlage noch zahlreicher Ursegmente ausgehen soll, zu Ende dieser Entwicklungsperiode sich als gesonderte Bildungen vollkommen vom Entoderm abschnüren, ebenso erfolgt am Schlusse der Embryonalentwicklung die Abschnürung der undifferenzirten Chordafalte vom Darme. Diese nun vollkommen isolirte Anlage bildet das Materiale, auf dessen Kosten die Chorda auch später noch während der Bildung neuer Metameren am Hinterende fortwächst, Mesoderm und Chorda werden also auch weiterhin durch Neubildungen vermehrt, die wie früher auf Kosten der undifferenzirten Anlagen des hinteren Körperendes entstehen, nur dass diese undifferenzirten Theile nicht mehr mit dem Endoderm zusammenhängen, sondern vollkommen zur Sonderung gekommen sind.

Im vorderen Körperende war die Chorda schon am Schlusse der vorigen Entwicklungsperiode beinahe vollkommen zur Sonderung gelangt. Diese Sonderung und die Ausscheidung aus der Darmwand wird zu Anfang der nun besprochenen Entwicklungsperiode vollendet. Mit dem rüsselförmigen Auswachsen des vorderen Körperendes ist eine Streckung dieses Chordatheiles verbunden. Die Chorda scheint hier noch ausgiebiger zu wachsen als die benachbarten Gewebstheile. Ihre vordere Spitze erscheint zwischen die Ektodermzellen des Körperendes förmlich eingekeilt, oft erleidet dieselbe hier durch übermässiges Wachsthum eine Anschwellung oder Krümmung.

Die histologische Differenzirung der Chorda wird durch das Auftreten zahlreicher, anfangs kleiner Vacuolen im Inneren der Chordazellen eingeleitet. Die Vacuolen sind besonders zahlreich in den mittleren Zellen, in der dorsalen und ventralen Zellenreihe der Chorda aber nur sehr spärlich. Diese kleinen Vacuolen treten schon zu Ende der vorigen Entwicklungsperiode an Embryonen mit neun bis zehn Ursegmenten auf (Fig. 50).

Die Vacuolen werden immer grösser. Ihre Anzahl wird dabei geringer. Dies ist daraus zu erklären, dass wohl mehrere kleine Vacuolen mit einander verschmelzen.

Von grosser Bedeutung ist weiterhin das verschiedene Schicksal der Vacuolen. Während in der dorsalen und ventralen Zellreihe die Vacuolen eine rundliche oder etwas unregelmässige Form beibehalten, sich nur wenig vergrössern, dabei blasser werden und

an Zahl abnehmen, stellenweise auch ganz verschwinden, treten die Vacuolen der zwei mittleren Zellreihen immer schärfer hervor, vergrössern sich bedeutend und erleiden eine charakteristische Veränderung ihrer Form (Fig. 54, 60, 61 A).

Bei der Vergrösserung behalten diese Vacuolen nicht die rundliche Form bei, sondern sie erscheinen sowohl bei Seitenansicht als auch bei Rückenansicht des Embryo länglich; nur auf Querschnitten ist ihr Umriss rundlich. Sie sind also in der Richtung der Längsaxe des Embryo abgeplattet (Fig. 54, 60). Indem die Vacuolen immer höher werden (bei Seitenansicht des Embryo), schieben sie sich so aneinander vorbei, dass sie eine einzige Reihe bilden. An dieser Verschiebung haben natürlich auch die mittleren Zellen der Chorda, welche die Vacuolen enthalten, Antheil. Während diese Zellen ursprünglich in zwei Reihen sich fanden, bilden sie später durch Ineinanderschieben eine einfache Zellreihe (Fig. 60, 61). Die Chorda besteht nun aus drei Zellreihen, einer dorsalen, einer ventralen und einer mittleren, welche die grossen abgeplatteten Vacuolen enthält (vergl. Fig. 131—134).

Die Vacuolen dehnen sich so sehr aus, dass zwischen denselben nur dünne senkrechte Scheidewände persistiren. Das sind die Chordaplatten, die durch Verdichtung ihrer Rindenschichte scharf contourirt erscheinen.

An der dorsalen und ventralen Zellreihe sind die Zellgrenzen und Zellkerne deutlich zu unterscheiden.

In der mittleren, von grossen Vacuolen durchsetzten Zellreihe, die das eigentliche, charakteristische Chordagewebe repräsentirt, sind die Zellgrenzen nicht mehr nachzuweisen. Auch die Zellkerne werden dort undeutlicher doch sind dieselben durch gute Tinction nachweisbar.

Man kann die histologische Differenzirung der Chorda sehr gut an ganzen gefärbten Präparaten der auf einander folgenden Stadien verfolgen. Zum vollkommenen Verständniss der vorliegenden Bildungen sind auch Querschnitte nothwendig. Noch eine andere Untersuchung ist zur Controle der so gewonnenen Resultate von grosser Wichtigkeit, nämlich die Untersuchung des hinteren Endes der Chorda älterer Embryonen oder Larven. Am Hinterende, wo die Chorda fortwächst und sich immer von neuem geweblich differenzirt, kann man nämlich alle Stadien der Differenzirung neben einander beobachten: Das Auftreten der Vacuolen, die Verlängerung derselben, die Verschiebung derselben zu einer einzigen Reihe, so dass senkrechte Scheidewände als Chordaplatten zwischen

ihnen sich bilden; auch die Veränderungen der Zellen sind schrittweise zu verfolgen. Hier, wo wir die Entwicklungsstadien im directen Uebergang neben einander sehen, finden wir die Richtigkeit unserer obigen Deutungen bestätigt.

Das Fortschreiten der histologischen Differenzirung von vorne nach hinten ist also an der Chorda sehr scharf ausgeprägt.

Das Gesammtbild der histologischen Differenzirung der Chorda zeigt schon deutlich denselben Typus, wie beim entwickelten Thiere. Auch die quere Faserung der Chordaplatten tritt, wie wir alsbald sehen werden, sehr frühzeitig auf.

Das Medullarrohr.

Das Medullarrohr hatte zu Ende der vorigen Entwicklungsperiode sich geschlossen; es nimmt eine auf dem Querschnitt rundliche Form mit ventraler Rinne für die Chorda an.

Bei der ferneren Streckung des Embryo wird der Querschnitt des Medullarrohres immer kleiner und es verschmälert sich besonders in seinem dorsalen Theile, so dass dann die ventrale, der Chorda anliegende Fläche am breitesten ist; die Kanten des Medullarrohres erscheinen dort, wie seitlich ausgezogen (Fig. 134 bis 140).

Das kleine Lumen des Medullarrohres (primärer Centralcanal) ist auf dem Querschnitt kreisrund. Die Zellen, welche das Medullarrohr zusammensetzen, umgeben dieses Lumen in einfacher Schicht. Am lebenden Objecte lässt sich stets die nach hinten gerichtete Flimmerung im Centralcanal verfolgen.

Da die Streckung des Embryo hauptsächlich die Region der Metameren betrifft, so ist es auch diese Region, in welcher das Nervenrohr dünner wird. In der Region des unsegmentirten Hinterendes bildet das Nervenrohr daher eine beträchtliche Anschwellung (Fig. 60, 61). Dieses hintere verdickte Ende des Medullarrohres bildet das indifferente Materiale, welches beim terminalen Wachsthum, bei der weiteren Vermehrung der Metameren zur Bildung neuer Abschnitte des Medullarrohres verwendet wird.

Dieser terminale, der ungegliederten Region angehörende Abschnitt des Medullarrohres krümmt sich während dieser Entwicklungsperiode um das Hinterende der Chorda ventralwärts, wie dies schon von Kowalevsky zutreffend dargestellt wurde. Die Communication mit dem Darmcanale bleibt noch bestehen.

Die Verdickung des Vorderendes des Medullarrohres tritt auch in dieser Entwicklungsperiode noch schärfer hervor. Auch

sondert sich das Medullarrohr nach vorne scharf vom dünneren Epithel der Körperoberfläche. Die gehirnartige Verdickung des Medullarrohres ist bei Profilansicht des Embryo gut zu beobachten. Man sieht, wie durch dieselbe die Chorda eine ganz bedeutende Einbuchtung erfährt (Fig. 60, 61). Auch kann man erkennen, wie der hier etwas weitere Centralcanal nach vorne noch mit feiner Oeffnung nach aussen in eine trichterförmige Einsenkung der äusseren Haut mündet. — An Querschnitten ist die Hirnanschwellung noch besser zu demonstriren, da besonders die Breitenausdehnung sowohl der Wandung als auch des Centralcanales sehr bedeutend ist (Fig. 122—123 und Fig. 129—132).

An einer ganz bestimmten Stelle, im fünften Metamer, in der ventralen Wand des Medullarrohres, tritt zu einer bestimmten Zeit ein schwarzer Pigmentfleck auf (Fig. 54 etc.). Viel später, zu Ende der embryonalen Entwicklung tritt auch im Vorderende der Gehirnanschwellung ein Pigmentfleck auf, der unverkennbar die Bedeutung eines Augenfleckes hat. Zu Ende der Embryonalentwicklung treten im Medullarrohr und zwar in den zwei ventralen, seitlich ausgezogenen Kanten die ersten Nerven-Faserstränge auf. Wir wollen dieselben später bei Betrachtung der Larve näher kennen lernen.

Die Umbildung der vorderen Endodermsäckchen.

Für die Gestaltung des vorderen Körperendes sind die Schicksale jener vorderen Darmausstülpungen, die wir am Schlusse der vorigen Entwicklungsperiode entstehen sahen, von grosser Wichtigkeit.

Diese Ausstülpungen, die paarig und symmetrisch aufgetreten sind, bilden sich in merkwürdig asymmetrischer Weise weiter aus. Sie schnüren sich beide vom Darm vollkommen ab, der sich dann aus dem vorderen Körperende ganz zurückzieht. Das rechtsseitige Säckchen dehnt sich bedeutend aus und die Zellen desselben werden endothelartig abgeplattet. Dieses dünnwandige Säckchen umschliesst dann einen grossen dreieckigen, das vordere Körperende ventralwärts der Chorda einnehmenden Hohlraum. Das linksseitige Säckchen bleibt rundlich und dickwandig; es ist von hohen Cylinderzellen zusammengesetzt. Während das rechtsseitige Säckchen mehr nach vorne sich verschiebt, bleibt das linksseitige am Hinterende des Kopffortsatzes, etwas weiter hinten als die Gehirnanschwellung des Medullarrohres, liegen. Zu Anfang des Larvenlebens bricht dieses Säckchen, das sich an der inneren

Fläche mit Flimmerhaaren bedeckt, an der linken Körperseite mit einer kleinen Oeffnung nach aussen durch.

Das linksseitige Säckchen wurde von Kowalevsky als „eigenthümliches Sinnesorgan“ der Larve beschrieben. Die Entwicklung desselben war von Kowalevsky nicht erkannt worden.

Wir wollen nun diese Vorgänge genauer ins Auge fassen.

Man kann die Veränderungen der beiden Endodermsäckchen am besten durch die Untersuchung einer continuirlichen Entwicklungsreihe am lebenden Objecte studiren. Die Bilder sind da sehr klar und überzeugend und man kann leicht alle Uebergänge zu sehen bekommen.

Schon nach Bildung des neunten Ursegmentes beginnen die beiden Säckchen, die noch in offener Verbindung mit dem Darmkanale stehen, sich asymmetrisch zu gestalten. Das rechtsseitige vergrössert sich, die Zellen desselben flachen sich endothelartig ab, und es schiebt sich mehr nach vorne; durch die Ausdehnung dieses Säckchens wird der Darm aus dem Vorderende des Körpers zurückgedrängt. Das linksseitige Säckchen wird zugleich etwas nach rückwärts verschoben.

In den nächsten Stadien, während des rüsselförmigen Auswachsens des Kopfendes, wird zunächst das linksseitige Säckchen vollkommen vom Darm abgeschnürt. Das rechtsseitige, welches sich noch mehr ausgedehnt hat, steht noch durch eine kleine Oeffnung mit dem Vorderende des Darmes in offener Communication (Fig. 54, 55). Es lässt sich diese Oeffnung also zu einer Zeit beobachten, wo die endothelartige Umwandlung der Zellen schon sehr weit gediehen ist, und wo die verschiedenartige Ausbildung der ursprünglich paarig und gleichartig angelegten Darmausstülpungen schon ganz klar zu erkennen ist. Zu Ende dieser Entwicklungsperiode ist der Unterschied der Ausbildung so bedeutend, dass man ohne Kenntniss der Entwicklung kaum die ursprünglich gleiche Bedeutung der beiden Gebilde ahnen würde (Fig. 60, 61).

Das linksseitige Säckchen liegt dann quer unter der Chorda, so dass das blinde Ende desselben bis auf die rechte Seite hinüberreicht. Dasselbe beginnt sich zugleich, schon vor dem Durchbruch der äusseren Oeffnung in zwei Theile zu gliedern, einen grösseren, weiteren, stärker flimmenden Abschnitt, der nach links liegt und später die äussere Oeffnung erhält, und einen kleineren, engeren nach rechts gelegenen Abschnitt, der das blinde Ende des Organs bildet.

Der Durchbruch der äusseren Oeffnung des innen flimmernden



Organs fällt in die postembryonale Entwicklungsperiode, er erfolgt kurz nach Durchbruch der Mundöffnung.

Die durch Untersuchnng des lebenden Objectes gewonnenen Resultate werden durch das Studium von Osmium-Carmin-Glycerin-Präparaten bestätigt und ergänzt. Das Studium an Querschnitten gibt namentlich über die ersten Veränderungen und über das Lagerungsverhältniss zu Chorda und Darm und über die Beziehungen zum ersten Ursegmente Aufschluss. Ich will dies hier nicht im Detail schildern, sondern nur auf die Abbildungen verweisen (Fig. 113, 114, Fig. 121, 122, Fig. 129, 130).

Entwicklung der kolbenförmigen Drüse.

Wir wollen nun noch die Entwicklung eines anderen Organes, welches vom Darme aus sich bildet, genauer ins Auge fassen. Es ist dies die eigenthümliche Drüse, die schon alle früheren Beobachter an der Amphioxuslarve gefunden hatten, über deren Bildung aber ganz irrige Angaben vorliegen, und deren Bau bisher auch nur unvollkommen bekannt war.

Diese Drüse entsteht durch Faltung vom Darmcanale aus in der Region des ersten Metamers.

Man kann schon frühe an Embryonen mit 9—10 Ursegmenten eine sehr seichte quere Faltung des Darmes in dieser Region unterscheiden (Fig. 50). Dieselbe verläuft von der rechten Seitenwand des Darmes, wo sie besonders scharf ausgeprägt ist, ventralwärts und greift bis auf die linke Seitenwand des Darmes über. In den nächsten Stadien vertieft sich diese Falte und sie erinnert bald in ihrem Aussehen an die fertige Drüse, obwohl sie noch in ihrer ganzen Ausdehnung gegen den Darm offen ist (Fig. 55, 57). Sie ist am mächtigsten auf der rechten Körperseite, wo sie längs der ganzen Höhe der rechten Darmwand etwas schief nach vorne herabsteigt, und setzt sich auf der linken Seite viel schmäler nur bis zur Mitte der linken Darmwand fort (Fig. 60).

Gegen das Ende der embryonalen Periode erfolgt der Verschluss der Rinne und die Abschnürung dieser Bildung vom Darme (Fig. 61). Dieselbe stellt nun eine kolbige Drüse dar, die an der rechten Seite gelegen ist, diese setzt sich in einen dünnen Ausführungsgang fort, der sich ventralwärts um den Darm herumbiegt und auf der linken Seite bis gegen die Mitte des Darmes aufsteigt (Fig. 63); dort mündet der dünne Ausführungsgang später nach aussen. Da später an dieser Stelle der linken Körperwand die Mundöffnung durchbricht, so mündet die Drüse dann am äusseren Mundrande.

Dieser quer über den Darmcanal verlaufende Schlauch, der sich in einen drüsigen Theil und einen Ausführungsgang gliedert, hat sich also nicht, wie dies bei den meisten drüsigen Gebilden der Fall ist, durch Auswachsen von der Mündungsstelle gebildet, sondern ist der ganzen Länge nach zur Abschnürung gekommen.

Die Zellen des kolbig verdickten, drüsigen Theiles vergrössern sich und nehmen eine körnige Beschaffenheit und gelbliche Färbung an. Der dünne Ausführungsgang ist aus einer geringen Anzahl ziemlich platter Zellen zusammengesetzt, an deren dem Lumen des Canals zugewendeter Seite alsbald zarte Flimmergeisseln sich bilden.

Kowalevsky spricht in seiner Abhandlung von zwei Drüsen und bildet dieselben auch ab. Er wurde durch eine vor der Drüse gelegene Verdickung des Darmes, ein Flimmerorgan, von welchem wir noch später sprechen werden, irregeführt.

In Betreff der Entwicklung dieser Drüse kam Kowalevsky zu dem sehr sonderbaren Irrthum, dass dieselbe durch Umwandlung des ersten Urwirbels entstehe. Wir haben schon oben gezeigt, dass das erste Ursegment sich schon viel früher in ganz ähnlicher Weise differenzirt wie die nachfolgenden, und mit der Bildung dieser Drüse nichts zu thun hat.

Der Darmcanal.

Der Darmcanal beginnt in dieser Entwicklungsperiode an seiner Innenfläche zu flimmern, indem an jeder Zelle sich eine Geissel ausbildet. Die Bildung des Mundes und der ersten Kiemenanlage wird vorbereitet.

Kowalevsky schreibt: „Auf der rechten Seite, ungefähr auf der Stelle, wo der blinde Sack des Darmcanales vorne endigt, schmelzen auf einem kleinen Raume die Wandungen des inneren Rohres (Darmcanales) und des Körpers zusammen; es entsteht anfangs von der Verdichtung des Gewebes ein dunklerer Fleck. In der Mitte dieses dunkleren Feldes bildet sich bald eine Oeffnung, welche durch Auseinanderweichen der zusammengeschmolzenen Zellen entsteht. Die so gebildete Oeffnung ist von wallartig aufgehobenen Rändern umgrenzt. Diese Oeffnung ist die Mundöffnung."

Und weiterhin: „Bald nach der Bildung des Mundes bemerkt man, dass am unteren Rande die Wandung des Darmcanales

mit der des Körpers verschmilzt, und bald entsteht an dieser Stelle eine Oeffnung; das ist die erste Kiemenspalte. Diese neu entstandene Oeffnung bleibt nicht lange auf der angegebenen Stelle, sondern schiebt sich auf eine Seite des Körpers, nämlich auf die der Mundöffnung entgegengesetzte."

Ueber das Lageverhältniss von Mund und Kiemenspalten in Bezug auf die Segmente hat Kowalevsky keine Angaben gemacht.

Wir wollen hier die in das Ende dieser Entwicklungsperiode fallenden Vorgänge, welche die Bildung des Mundes und der ersten Kiemenspalte vorbereiten, selbst schildern.

In der Region der zwei ersten Segmente wird das vordere blinde Ende des Darmcanales kolbenförmig verdickt, wodurch der Körper in dieser Region aufgetrieben erscheint. Die Auftreibung dieses Darmabschnittes hängt mit der Bildung von Mund und erster Kiemenspalte zusammen.

Die Bildung des Mundes wird durch eine scheibenförmige Verdickung des Ectoderms eingeleitet. Das Ectoderm besteht hier aus höheren Zellen, im Gegensatz zu den übrigen grösseren Plattenzellen.

Diese Ectodermverdickung liegt an der linken Körperseite in der Region des ersten Segmentes, ungefähr der Mitte der Seitenwand des Darmes entsprechend. Diese Ectodermverdickung liegt dem Endoderm unmittelbar an, da an jener Stelle das Mesoderm nicht so weit ventralwärts vorwächst (Fig. 132, 133).

Während die Bildung der Mundöffnung vornehmlich durch eine Ectodermverdickung eingeleitet wird, beginnt die Bildung der ersten Kiemenspalte mit ganz auffallenden Veränderungen des Endoderms.

Wir konnten schon im Stadium der Fig. 54 eine kleine Ausbuchtung des Endoderms an der Bauchseite in der Region des zweiten Segmentes beobachten. An dieser Stelle vermehren sich die Zellen auffallend. Während die Wandung des vorderen Darmendes, mit Ausnahme eines kleinzelligen Streifens vor der kolbenförmigen Drüse, aus grossen, trübkörnigen Zellen zusammengesetzt ist, tritt die Anlage der Kieme alsbald dadurch hervor, dass sie aus höheren, dünnen, cylindrischen Zellen von hellerer Beschaffenheit besteht (Fig. 60). Dieselben bilden eine scheibenförmige Verdickung der Darmwandung.

Diese Verdickung liegt anfangs ungefähr in der ventralen Mittellinie, verschiebt sich aber schon vor Durchbruch der

Kiemenöffnung ein wenig nach rechts; wenn wir uns die Segmentgrenzen verlängert denken, so sehen wir, dass dieselbe genau im zweiten Segmente liegt. Diese Scheibe zeichnet sich auch durch stärkere Flimmerung aus.

Das Verhältniss dieser Anlage zum Blutgefässe haben wir schon oben geschildert.

Das äussere Epithel.

Es erübrigt noch die Beschaffenheit des äusseren Epithels und die von demselben ausgehende Bildung der Schwanzflosse zu erwähnen.

Das ectodermale Epithel wird immer dünner. Die Zellen desselben sind am Schlusse der embryonalen Periode sehr dünne und ausgedehnte Plattenzellen. Nur an wenigen Körperstellen zeigen sie hierin eine Ausnahme. Vor Allem ist hier das vordere Körperende zu erwähnen, wo die dicke Epithelschichte eine Art Tastorgan zu bilden scheint.

Der Verdickung, welche die Bildung der Mundöffnung einleitet, haben wir schon Erwähnung gethan.

Am Hinterende endlich wachsen die Zellen zu ausserordentlicher Höhe aus, indem sie hier die Bildung einer epithelialen Schwanzflosse einleiten. Diese primäre Schwanzflosse, die nur eine provisorische Bildung ist, entsteht nicht als eine Falte, sondern ist eine kammförmig ausgezogene Epithelerhebung. Diese Epithelzellen des Hinterendes enthalten in der Regel zahlreiche feine schwarze Pigmentkörnchen.

Alle Zellen des äusseren Epithels, selbst jene, welche die Schwanzflosse zusammensetzen, tragen je eine lange Geissel, mittelst welcher der Embryo sich langsam fortbewegt, obwohl er auch schon zu recht kräftiger Muskelthätigkeit befähigt ist, die aber nur auf besondere Reize hin eintritt.

Fünfte Entwicklungsperiode.

(Uebergang zum Larvenleben.)

Wir fassen jene Stadien, welche den Uebergang bilden von der Embryonalentwicklung, die auf Kosten der in den Zellen aufgespeicherten Dotterkörnchen stattfindet, zu den Larvenstadien, die sich selbstständig ernähren, in dieser fünften Entwicklungsperiode zusammen.

Die Vorgänge, welche diese fünfte Entwicklungsperiode charakterisiren, bestehen in dem Durchbruche einer Anzahl von Oeffnungen, welche erst die Functionsfähigkeit der Organe

ermöglichen. Diese Oeffnungen sind: Der Mund und die erste Kiemenspalte, die Oeffnung des Flimmerorganes (welches aus dem vorderen linksseitigen Darmsäckchen sich entwickelt hat), die Oeffnung der kolbenförmigen Drüse und endlich die Afteröffnung. Diese Oeffnungen entstehen der Zeit nach in der Reihenfolge, in welcher sie hier aufgezählt wurden.

Diese Entwicklungsperiode, die also die Stadien vom ersten Durchbruch der Mundöffnung als sehr kleine Oeffnung bis zum Durchbruch des Afters umfasst, dauert noch $1^1/_2$ bis 2 Tage, die demnach eigentlich der angegebenen Dauer der Embryonalentwicklung hinzuzufügen wären.

Bildung der Leibesöffnungen.

Wir wollen zunächst die als charakteristisch für diese Periode bezeichnete Entstehung der genannten Oeffnungen in Betrachtung ziehen. Kowalevsky gibt an, dass die Bildung des Mundes etwas früher erfolge, als die der ersten Kiemenspalte. Ich selbst sah diese beiden Oeffnungen immer gleichzeitig als sehr feine Spalten auftreten.

Die Bildungen, welche den Durchbruch von Mund und erster Kiemenspalte einleiten, haben wir bereits früher geschildert.

Der Mund tritt als eine sehr feine Oeffnung auf, die in der Mitte der scheibenförmigen Ectodermverdickung liegt und den Darmcanal mit der Aussenwelt in Verbindung setzt. Diese feine Oeffnung liegt, wie schon erwähnt, in der Region des ersten Segmentes. Während der nächsten Tage vergrössert sich diese Oeffnung sehr langsam. Die Vergrösserung erfolgt in der Weise, dass die Stelle der ursprünglichen Oeffnung dem vorderen Rande der späteren vergrösserten entspricht. Die Mundöffnung bleibt stets von einem verdickten Ectodermrand umegeben (Fig. 62).

Die erste Kiemenspalte entsteht dadurch, dass sich an der inneren, dem Darmlumen zugekehrten Fläche der scheibenförmigen Kiemenanlage zunächst eine trichterförmige Einsenkung (Fig. 61 A) bildet. Dieselbe dringt bis zu der dem Darmcanal hier dicht sich anlegenden äusseren Haut vor und es bildet sich nun an dieser Stelle eine feine Oeffnung, die sich so wie die Mundöffnung langsam vergrössert. Das Ectoderm bleibt am Rande der Kiemenspalte dünn, das Endoderm aber, welches früher hier eine scheibenförmige Verdickung zeigte, bildet jetzt einen breiten, ringförmigen, den inneren Rand der Kiemenspalte darstellenden Wall von hellen, hohen, dünnen Geisselzellen. Die Kiemenspalte ist schon bei ihrem

ersten Durchbrechen um ein geringes nach rechts verschoben, und rückt während ihrer Vergrösserung immer weiter an der rechten Seite des Körpers hinauf.

Der Durchbruch der äusseren Oeffnung des Flimmerorganes erfolgt bald nach dem von Mund und erster Kiemenspalte. Die anfangs kleine Oeffnung (Fig. 62) liegt dicht unter der Chordaregion an der linken Körperseite. Die Oeffnung vergrössert sich bald sehr bedeutend.

Der flimmernde Ausführungsgang der kolbenförmigen Drüse bricht etwas ventralwärts von dem vorderen Mundrande an der Körperoberfläche durch.

Der Durchbruch des Afters erfolgt später als derjenige der anderen hier genannten Oeffnungen. Die Stelle desselben ist das Hinterende des Darmrohres.

An dieser Stelle war noch vor kurzer Zeit ein Zusammenhang der Darmhöhle, nicht nur mit dem Medullarrohre, sondern auch mit der Höhle der Mesodermfalten und mit dem Chordaspalte zu beobachten. Nachdem die Mesodermfalten und die Chordaanlage sich vollkommen vom Darmcanal gesondert haben, besteht nur noch der Zusammenhang mit dem ventralwärts gekrümmten Ende des Medullarrohres. Die Stelle, wo die beiden histologisch durch die Grösse und Helligkeit der Zellen deutlich unterscheidbaren Rohre zusammenhängen, ist das morphologische Hinterende. Zu beiden Seiten dieser Stelle finden sich die hinteren Polzellen der Mesodermfalten.

Die Unterbrechung der Communication zwischen Darm- und Medullarrohr erfolgt ungefähr gleichzeitig oder auch etwas später als der Durchbruch des Afters.

Der After bricht ventralwärts von dieser Communicationsöffnung, die den letzten Rest des Gastrulamundes repräsentirt, und asymmetrisch auf die linke Körperseite verschoben, nach aussen durch, dicht vor der das hintere Körperende umsäumenden Schwanzflosse.

Kowalevsky hat diese Lagebeziehungen des Afters vollkommen zutreffend in seinen „weiteren Beiträgen“ dargestellt.

Anderweitige Veränderungen.

Die Körperform wird eine ausgeprägtere. Die Streckung des Körpers schreitet fort; dieselbe erfolgt durch Ausdehnung der schon angelgten Segmente, denn die Vermehrung derselben ist nun, wie alle inneren Entwicklungsvorgänge, ausserordentlich

verlangsamt, da während dieser verhältnissmässig lange dauernden Periode nur noch ein weiteres, das 15te Ursegment gebildet wird. Auch die seitliche Comprimirung wird eine ausgeprägtere. Das dreieckig auswachsende vordere Körperende und die Schwanzflosse bilden sich weiter aus.

Die Embryonen, die mit langen Flimmergeisseln bedeckt sind, bewegen sich nur ausnahmsweise durch seitliche Schlängelung des Körpers. Während die flimmernden Embryonen aber bisher an der Oberfläche des Wassers sich aufhielten, beginnen sie jetzt in die tieferen Schichten zu sinken. In den Gläsern sinken sie zu Boden.

Bei der Bewimperung des Körpers ist noch ein schon von Kowalevsky beobachtetes Gebilde zu erwähnen. Kowalevsky beschreibt dasselbe als zwei Tastfäden, die auf zwei kleinen Warzen an der unteren Seite unweit des Mundes sich bilden; „bei Behandlung mit Essigsäure ergibt es sich, dass diese Tasthaare aus zusammengeschmolzenen langen Cilien bestehen".

Ich selbst fand dieses Gebilde aus einer Anzahl gesonderter stärkerer, beweglicher Geisseln bestehend, die einer kleinen, warzenförmig vorspringenden Ectodermverdickung, einer Anhäufung kleiner höherer Ectodermzellen aufsitzen. Diese Ectodermverdickung liegt an der linken Körperseite, dicht vor dem vorderen Mundrande, und die Geisseln derselben schlagen mundwärts.

Die sehr zarten und blassen Ursegmentgrenzen sind nur bis in die Gegend des ventralen Randes der Chorda zu verfolgen. Weiter bauchwärts sind die Dissepimente rückgebildet, wie schon oben erörtert wurde, und die Leibeshöhle ist dort nicht in segmentale Abtheilungen getheilt. Die Leibeshöhle ist aber jetzt nicht mehr von klaffenden Hohlräumen gebildet, da sich die Schichten hier dicht aneinander gelegt haben. Man kann aber sehen, dass dieselben nicht etwa mit einander verwachsen sind, denn bei verschiedenartiger Behandlung, bei Druck, bei Anwendung von Reagentien, hebt sich die Haut mit ihrer dünnen Mesodermschichte von den inneren Schichten ab. Das ventrale Blutgefäss und die bis an die kolbenförmige Drüse reichende rechtsseitige Fortsetzung desselben beginnt langsame, von hinten nach vorne gerichtete Contractionen. Die Chorda zeigt ausgeprägtere Form der Vacuolen und der Chordaplatten.

Die Auflösung der Dotterkörnchen ist mit dieser Periode beendet. Alle Gewebe sind von glashellem, durchsichtigen Protoplasma gebildet.

Erklärung der Abbildungen auf Taf. I—IX.

Sämmtliche Figuren auf Taf. I—IX sind mittelst Camera lucida entworfen.

Die Vergrösserung der Figuren ist folgende:

Auf Taf. I—V.

Die Vergrösserung der Fig, 1, 38, 39, 40, 41, 63 ist $\frac{153}{1}$
„ „ „ „ 58, 59 ist $\frac{600}{1}$

Alle übrigen Figuren auf Taf. I—V sind 280 mal vergrössert. Auffallende Kleinheit der Figuren z. B. der Fig. 7, 9, 48, 49, sowie auffallende Grösse, z. B. Fig. 50—53, beziehen sich auf individuelle Unterschiede der Embryonen.

Auf Taf. VI

ist die Vergrösserung der Fig. 64, 65 $= \frac{153}{1}$
Fig. 66 $= \frac{435}{1}$
Fig. 67 $= \frac{280}{1}$
Fig. 68, 69, 70 $= \frac{600}{1}$

Auf Taf. VII—IX.

Die Vergrösserung der Fig. 111 und 151 ist $\frac{600}{1}$. Alle übrigen Figuren sind durchgehends $\frac{435}{1}$ mal vergrössert.

Ich habe im Texte keine Maassangaben einzelner Theile gegeben, da dieselben mittelst Zirkel und Maassstab aus den Zeichnungen berechnet werden können.

Taf. I.

Sämmtliche Figuren sind nach dem lebenden Objecte gezeichnet.

Fig. 1. Ein Embryo (ungefähr vom Stadium der Fig. 29, 30), innerhalb der weit abstehenden Dottermembran, um das Grössenverhältniss der letzteren zu zeigen. Em. Embryo, dm. Dottermembran.

Fig. 2. Ei mit Richtungskörper (R.) vor der Befruchtung, von der Oberfläche gesehen.

Fig. 3. Ei, kurz vor dem Zerfall in zwei Furchungskugeln. Es besteht noch eine dotterkörnchenarme Brücke zwischen beiden Theilen. Der Richtungskörper (R.) haftet der einen Hälfte an. Von der Seite gesehen.

Fig. 4. Zweizelliges Stadium. Die beiden Zellen haben sich nach der Theilung schon wieder etwas enger aneinandergelegt. Von der Seite gesehen.

Fig. 5. Übergang zum vierzelligen Stadium, vom Pole gesehen.

Fig. 6. Vierzelliges Stadium, nachdem sich die Zellen wieder inniger aneinandergelegt haben. Vom Pole gesehen.

Fig. 7. Dasselbe Stadium von der Seite (von einer Kante) gesehen. Etwas kleineres Individuum.

Fig. 8. Achtzelliges Stadium in derselben Weise orientirt wie die vorhergehende Figur.

Fig. 9. Sechzehnzelliges Stadium (kleines Individuum), von der Seite, doch etwas geneigt, so dass man die acht oberen Zellen sehen kann.

Fig. 10. Zweiunddreissigzelliges Stadium, von der Seite gesehen (ein grosses Individuum).

Fig. 11. Dasselbe im optischen Durchschnitt.

Fig. 12. Weiteres Stadium mit vier oberen sechzehnzelligen, einem unteren achtzelligen Kreise. Von der Seite gesehen.

Taf. II.

Sämmtliche Figuren sind nach dem lebenden Objecte gezeichnet.

Fig. 13. Weiteres Stadium mit 8 grossen unteren Zellen und fünf sechzehnzelligen Kreisen. An einem derselben sind alle Zellen bisquitförmig, in Theilung begriffen.

Fig. 14. Derselbe Embryo im optischen Durchschnitt.

Fig. 15. Weiteres Stadium, von der Seite gesehen.

Fig. 16. Dasselbe im optischen Durchschnitt.

Fig. 17. Weiteres Stadium, von der Seite gesehen.

Fig. 18. Dasselbe im optischen Durchschnitt. Die Ectodermzellen sind schon epithelartig umgewandelt.

Fig. 19. Weiteres Stadium (Blastula), von der Seite gesehen.

Fig. 20. Dasselbe im optischen Durchschnitt.

Fig. 21. Der untere Pol beginnt sich abzuflachen; optischer Durchschnitt.

Fig. 22. Die Einstülpung ist im Gang; optischer Durchschnitt.

Fig. 23. Die Einstülpung ist weiter vorgeschritten; optischer Durchschnitt.

Fig. 24. Stadium der vollendeten Einstülpung im optischen Längsschnitt.

Taf. III.

Sämmtliche Figuren, mit Ausnahme von Fig. 35, 36 und 37, sind nach dem lebenden Object gezeichnet

Fig. 25. Stadium der vollendeten Einstülpung (vergl. Fig. 24), vom Gastrulamund aus gesehen.

Fig. 26. Weiteres Stadium im optischen Längsschnitt.

Fig. 27. Dasselbe Stadium um 90% um die primäre (vom animalen zum vegetativen Pole gezogene) Axe gedreht; optischer Durchschnitt.

Fig. 28. Dasselbe Stadium, vom Gastrulamund aus gesehen.

Fig. 29. Weiteres Stadium im optischen Längsschnitt.

Fig. 30. Dasselbe im optischen Frontalschnitt, vom Rücken aus gesehen.

Fig. 31. Weiteres Stadium im optischen Längsschnitt. An der Oberfläche treten zarte Flimmergeisseln auf.

Fig. 32. Dasselbe Stadium im optischen Frontalschnitt, vom Rücken aus gesehen.

Fig. 33. Weiteres Stadium von verlängerter Körperform: kurz vor Bildung der Medullarplatte und der Mesodermfalten; optischer Längsschnitt. In dieser, sowie in den meisten nachfolgenden Figuren sind die Flimmergeisseln der Oberfläche nicht eingezeichnet.

Fig. 34. Dasselbe Stadium im optischen Frontalschnitt, vom Rücken aus gesehen.

Fig. 35. Stadium mit Rückenfurche und erstem Ursegment im optischen Längsschnitt. Bei allen bisher gezeichneten optischen Durchschnitten wurde das Zellenmosaik im Hintergrunde der Höhlen dargestellt. Bei den nachfolgenden Figuren ist dasselbe weggelassen.

Fig. 36. Dasselbe Stadium, vom Rücken gesehen. Es ist vor Allem der optische Frontalschnitt eingezeichnet. Das erste Ursegment (I. US.), sowie die Mesodermfalten sind durch Schattirung angedeutet. Ferner ist die deutliche hintere Grenze des ersten Ursegmentes eingezeichnet. Ferner die Grenze der nach der Mittellinie über die Medullarplatte vorwachsenden Schichte (V.). Ferner der Gastrulamund (GM.).

Fig. 37. Das zweite Ursegment ist schon in Bildung; optischer Längsschnitt, Ursegmente und Mesodermfalte angedeutet.

Fig. 38. Stadium mit dem ersten Ursegment, vom Rücken aus gesehen, nach dem lebenden Object.

Fig. 39. Stadium mit zwei Ursegmenten, vom Rücken aus gesehen, nach dem lebenden Object.

Fig. 40. Dasselbe Stadium, von der Seite gesehen.

Fig. 41. Stadium mit drei Ursegmenten, vom Rücken gesehen, nach dem lebenden Object.

Taf. IV.

Sämmtliche Figuren sind nach Osmium-Carmin-Glycerin-Präparaten gezeichnet.

Fig. 42. Stadium mit zwei Ursegmenten im optischen Längsschnitt. Ursegmente und Mesodermfalte sind angedeutet.

Fig. 43. Dasselbe Stadium, vom Rücken gesehen. Nebst dem optischen Frontalschnitt sind die Ursegmente und Mesodermfalten und das Medullarrohr in der Zeichnung angedeutet. Die Decke der Medullarrinne ist in der Verwachsungslinie durch den Einfluss der Reagentien geborsten (ebenso in Fig. 45).

Fig. 44. Stadium mit drei Ursegmenten im optischen Längsschnitt. Die Ursegmente, die bei höherer Einstellung zu sehen sind, sind eingezeichnet.

Fig. 45. Dasselbe Stadium, vom Rücken gesehen. Darstellung wie in Fig. 43. Die Region der Ursegmente und Mesodermfalte ist im optischen Frontalschnitt rechts bei höherer, links bei tieferer Einstellung gezeichnet.

Fig. 46. Stadium mit fünf Ursegmenten im optischen Längsschnitt. Die Ursegmente eingezeichnet.

Fig. 47. Dasselbe Stadium, vom Rücken gesehen. Die Oeffnungen der Ursegmenthöhlen in die Darmhöhle, welche bei tieferer Einstellung zu sehen, sind angedeutet.

Fig. 48. Stadium, wo das achte Ursegment in Bildung ist, im optischen Längsschnitte Ursegmente und vordere Darmdivertikel angedeutet. (Kleines Individuum.)

Fig. 49. Dasselbe Stadium, vom Rücken gesehen. Die dorsale Zellreihe der Chordaanlage ist eingezeichnet, das Medullarrohr nur angedeutet.

Fig. 50. Stadium mit neun Ursegmenten im optischen Längsschnitt. Mesodermbildungen und vorderes Darmdivertikel sind eingezeichnet.

Fig. 51. Dasselbe Stadium von der Seite gesehen mit specieller Berücksichtigung der Ursegmente und der Mesodermfalte. Das erste, zweite, dritte und achte Ursegment sind im optischen Längsschnitte dargestellt, die der Chorda anliegenden Muskelbildungszellen sind hier nur angedeutet. Im fünften, sechsten und siebenten Segment ist auf diese Zellen eingestellt. Das vierte und neunte Segment, sowie die ungegliederte Mesodermfalte sind von der Oberfläche gesehen dargestellt.

Fig. 52. Dasselbe Stadium vom Rücken gesehen. Die Chorda ist im Durchschnitt gezeichnet, das darüber verlaufende Medullarrohr nur durch Schattirung angedeutet.

Fig. 53. Dasselbe Stadium von der Bauchseite gesehen. In der Region der vorderen Darmdivertikel ist durch punktirte Linien der Verlauf der Darmwandung angedeutet, wie er bei höherer (der Bauchfläche genäherter) Einstellung zu beobachten ist.

Taf. V.

Fig. 61 A, 62 und 63 A sind nach dem lebenden Objecte, sämmtliche übrigen Figuren nach Präparaten gezeichnet.

Fig. 54. Stadium mit dreizehn Ursegmenten, optischer Durchschnitt. Die beiden Darmdivertikel sind eingezeichnet. Die Ursegmentgrenzen der linken Seite sind in ganzen Linien, die der rechten Seite punktirt angegeben.

Fig. 55. Dasselbe Stadium, von rechts gesehen, um die Anlage der kolbenförmigen Drüse und das rechtsseitige noch mit dem Darm zusammenhängende Divertikel zu zeigen.

Fig. 56. Dasselbe Stadium, vom Rücken gesehen. Die Chorda ist eingezeichnet, ausserdem die Gehirnanschwellung und der Centralcanal angedeutet.

Fig. 57. Dasselbe Stadium, von der Bauchseite gesehen.

Fig. 58. Einige isolirte Muskelzellen desselben Stadiums, von der Seite gesehen. Links von der durchbrochenen Linie ist auf den Protoplasmakörper, rechts auf die in der Tiefe gelegenen Fibrillen eingestellt.

Fig. 59. Chorda mit anhaftenden Muskelzellen, vom Rücken aus gesehen. Isolationspräparat. Die Chorda-Vacuolen nicht eingezeichnet.

Fig. 60. Stadium mit vierzehn Ursegmenten, von rechts gesehen. Die dorsale und ventrale Reihe kleiner Vacuolen ist in den nach Präparaten gezeichneten Figuren nicht dargestellt.

Fig. 61. Weiteres Stadium, von rechts gesehen.

Fig. 61 A. Dasselbe Stadium nach dem lebenden Objecte.

Fig. 62. Vorderende eines Embryo mit noch sehr kleiner Oeffnung des Mundes und der ersten Kieme.

Fig. 63. Ein eben solcher Embryo nach dem lebenden Objecte.

Fig. 63 A. Vorderende desselben Stadiums nach dem lebenden Objecte.

Taf. VI.

Fig. 64. Larve mit Mund und erster Kiemenspalte, von der linken Seite gesehen, nach dem lebenden Objecte gezeichnet. Die erste, zweite und dritte Ursegmentgrenze der entgegengesetzten (rechten) Körperseite ist mit punktirten Linien angedeutet. Die auf der rechten Seite gelegene Kiemenspalte ist durchscheinend angedeutet. Vergr. $\frac{150}{1}$.

Fig. 65. Eine eben solche Larve, Vorderende von der rechten Seite gesehen. Mund und die Ursegmentgrenzen der linken Seite mit punktirten Linien angedeutet. Vergr. $\frac{150}{1}$.

Fig. 66. Hinterende einer Larve, an welcher die zweite Kiemenspalte eben durchgebrochen ist, nach dem lebenden Objecte, Vergr. $\frac{135}{1}$. Die Ursegmentgrenzen der rechten Körperseite mit punktirten Linien angedeutet. Die Polzelle des Mesoderms noch unterscheidbar. Die Bauchwand ist unter Einwirkung des Druckes des Deckgläschens vom ventralen, contractilen Blutgefäss ein wenig abgehoben.

Fig. 67. Larve mit Mund und erster Kiemenspalte nach Osmium-Picrocarmin-Präparat. Vergr. $\frac{280}{1}$.

Fig. 68. Ventrale Region einer solchen Larve nach dem lebenden Objecte. Das Ectoderm (Ect) hat sich durch den Druck des Deckgläschens vom Bauchgefäss, das dem Darm anhaftet, abgehoben. Vergr. $\frac{600}{1}$.



Fig. 69. Vorderende einer solchen Larve nach Präparat. Die seitlichen Fibrillenmassen (N F) des Medullarrohres reichen nicht bis in das Vorderende desselben. Vergr. $\frac{135}{1}$.

Fig. 70. Ein Abschnitt einer solchen Larve nach Präparat. In der Region A. ist die Chorda im optischen Längsschnitt dargestellt; in der Region B ist das Mikroskop auf die Muskelfibrillen, in der Region C auf die Protoplasmakörper der Muskelzellen eingestellt. Vergr. $\frac{135}{1}$.

Tafel VII, VIII und IX enthalten Abbildungen von Schnitten. Die Vergrösserung ist, mit Ausnahme der Fig. 111 und 151, überall dieselbe ($\frac{458}{1}$). Die Zeichnungen sind möglichst naturgetreu. Nur ist die Carminfärbung durch einen Tuschton angegeben und sind die Zellkerne in der Lithographie aus Ersparungsrücksichten schraffirt gehalten. Ferner ist die Zeichnung dadurch vom mikroskopischen Bilde abweichend, dass die Zellgrenzen und die Abgrenzung der einzelnen Theile von einander in der Zeichnung schwarz erscheinen, während sie im mikroskopischen Bilde hellglänzend hervortreten.

Die Schnitte, die je einer Serie angehören, sind durch abgekürzte Bezeichnung des Stadiums (Zahl der Ursegmente desselben) und Buchstabenreihe als zusammengehörig erkenntlich. Wo die Abbildungen eines Stadiums zwei verschiedenen Schnittserien, also verschiedenen Individuen, entnommen wurden (z. B. Tafel IX, XI U S.), ist dies durch den den Buchstaben angehängten Index erkennbar.

Taf. VII.

Fig. 71. Querschnitt aus der Mitte des Körpers, von einem Embryo vom Stadium der Fig. 33, 34.

Fig. 72. Querschnitt aus der Mitte des Körpers, von einem Embryo, der zwischen dem Studium der Fig. 33 und dem der Fig. 35 steht.

Fig. 73—76. Querschnitte von einem Embryo mit dem ersten Ursegment. Stadium der Fig. 35, 36.

Fig. 73. Schnitt dicht vor der Region des Ursegmentes.

Fig. 74. Schnitt durch die Region des Ursegmentes.

Fig. 75. Schnitt aus der Mitte des Körpers.

Fig. 76. Schnitt aus dem hinteren Drittheil des Körpers.

Fig. 77—78. Querschnitte eines Embryos, an welchem das zweite Ursegment in Bildung ist. Stadium der Fig. 37.

Fig. 77. Schnitt durch die Region des ersten Ursegmentes.

Fig. 78. Schnitt aus dem hinteren Viertel des Körpers.

Fig. 79—81. Querschnitte eines Embryo mit zwei wohlausgebildeten Ursegmenten. Stadium der Fig. 42, 43.

Fig. 79. Schnitt durch die Region des ersten Ursegmentes.

Fig. 80. Schnitt durch die Region der ungegliederten Mesodermfalte, dicht hinter dem zweiten Ursegment.

Fig. 81. Schnitt aus dem hinteren Drittheil des Körpers.

Fig. 82—85. Querschnitte von einem Embryo mit drei Ursegmenten. Stadium der Fig. 44, 45.

Fig. 82. Schnitt aus der Region dicht vor dem ersten Ursegment.



Fig. 83. Schnitt aus der Region des ersten Ursegmentes.

Fig. 84. Schnitt aus der Region des zweiten Ursegmentes.

Fig. 85. Schnitt aus der Region hinter dem dritten Ursegmente.

Taf. VIII.

Fig. 86—92. Querschnitte von einem Embryo, an welchem das fünfte Ursegment in Bildung begriffen ist. Stadium etwas jünger als das der Fig. 46, 47.

Fig. 86. Querschnitt dicht vor der Region des ersten Ursegmentes.

Fig. 87. Querschnitt durch die Region des ersten Ursegmentes.

Fig. 88. Schnitt durch die Grenze zwischen erstem und zweitem Ursegment.

Fig. 89. Schnitt durch die Region des dritten Ursegmentes.

Fig. 90. Schnitt durch die Region des vierten Ursegmentes.

Fig. 91. Schnitt, der ein wenig schief geführt ist und links das in Bildung begriffene fünfte Ursegment, rechts die ungegliederte Mesodermfalte trifft.

Fig. 92. Schnitt aus dem hinteren Körperende. (Es folgten noch zwei ähnliche in der Schnittreihe.)

Fig. 93—94. Querschnitte, von einem Embryo mit fünf wohl ausgebildeten Ursegmenten.

Fig. 93. Querschnitt, der den vorderen Theil des ersten Ursegmentes trifft.

Fig. 94. Querschnitt, der die hintere Hälfte des ersten Ursegmentes trifft.

Fig. 95—103. Querschnitte von einem Embryo mit sechs Ursegmenten.

Fig. 95. Querschnitt durch die vordere Mündung des Nervenrohres. Die auswachsenden Fortsätze des ersten Ursegmentes sind bis hierher vorgedrungen.

Fig. 96. Nachfolgender Schnitt durch die Region des ersten Ursegmentes. Chordafalte offen.

Fig. 97. Weiter folgender Schnitt durch die Region des ersten Ursegmentes. Chordaspalte geschlossen.

Fig. 98. Nachfolgender Schnitt aus der Region des ersten Ursegmentes.

Fig. 99. Schnitt durch das Hinterende des ersten Ursegmentes; Chordaspalt verwischt.

Fig. 100. Schnitt aus der Region des vierten Ursegmentes.

Fig. 101. Schnitt aus der Region des fünften Ursegmentes.

Fig. 102. Schnitt aus der Region des sechsten Ursegmentes.

Fig. 103 Schnitt aus der Region der ungegliederten Mesodermfalte.

Fig. 104—111. Querschnitte von einem Embryo mit acht Ursegmenten. Stadium der Fig. 48, 49.

Fig. 104. Querschnitt aus dem vordersten Körperende.

Fig. 105. Nachfolgender Querschnitt.

Fig. 106. Nachfolgender Querschnitt durch den vorderen Theil der Medullaröffnung.

Fig. 107. Nachfolgender Schnitt durch den hinteren Theil der Medullaröffnung.

Fig. 108. Nachfolgender Querschnitt dicht hinter der Region der Medullaröffnung.

Fig. 109. Querschnitt durch den hinteren Theil des ersten Ursegmentes.

Fig. 110. Querschnitt durch das zweite Ursegment.

Fig. 111. Theil eines Querschnittes durch das vierte Ursegment, stärker vergrössert. Die Chorda ist wohl abgegrenzt, zeigt aber noch eine flache ventrale Rinne, die an der Begrenzung des Darmlumens Theil nimmt.

Taf. IX.

Fig. 112—119. Querschnitte von Embryonen mit 9 Ursegmenten, Fig. 112 bis 115 einer Schnittserie, Fig. 116—119 einer anderen angehörig.

Fig. 112. Querschnitt aus dem vordersten Körperende, Chordaspalt noch offen.

Fig. 113. Querschnitt durch das Vorderende der Medullarplatte, Chorda vollkommen differenzirt, doch noch immer das Darmlumen begrenzend.

Fig. 114. Querschnitt etwas weiter nach hinten, durch die vordere Oeffnung des Medullarrohres.

Fig. 115. Querschnitt durch den hinteren Theil des ersten Ursegmentes.

Fig. 116. Querschnitt aus der Mitte des Körpers.

Fig. 117. Querschnitt aus dem hinteren Drittheil des Körpers. Der Querschnitt trifft links eine Segmenthöhle, rechts eine Segmentgrenze, was durch die Assymmetrie der Segmentgrenzen zu erklären ist.

Fig. 118. Querschnitt aus der Region des neunten Ursegmentes, dessen Höhle noch mit der Darmhöhle in Communication steht. Die Chorda ist in dieser Region noch nicht gesondert, der Chordaspalt deutlich.

Fig. 119. Querschnitt durch die Region der ungegliederten Mesodermfalten. In der Mitte die offene Chordafalte. Wenn man diesen Schnitt mit dem der entsprechend differenzirten Region eines früheren Stadiums vergleicht, Fig. 92 und 103, so tritt die Abkürzung in der Entwickelung deutlich hervor. Vgl. weiter Fig. 141.

Fig. 120—124. Querschnitte von Embryonen mit 10 Ursegmenten.

Fig. 120. Querschnitt durch das vorderste Körperende; Chorda differenzirt, doch noch das Darmlumen begrenzend.

Fig. 121 und 122. Aufeinanderfolgende Schnitte durch die Oeffnung des Medullarrohres.

Fig. 123. Querschnitt aus dem hinteren Theil des ersten Ursegmentes.

Fig. 124. Querschnitt aus einer zweiten Schnittserie, aus der Mitte des Körpers.

Fig. 125—128. Querschnitte eines Embryo mit 11 Ursegmenten.

Fig. 125. Querschnitt aus der Mitte des Körpers; auf der rechten Seite trifft der Schnitt die schief verlaufende Ursegmentgrenze, so dass hier die Höhlen zweier aufeinander folgender Segmente getroffen werden.

Fig. 126. Ein darauffolgender Querschnitt.

Fig. 127. Querschnitt durch das vorletzte Ursegment.

Fig. 128. Querschnitt durch das hinterste, 11. Ursegment. Ursegmenthöhlen mit der Darmhöhle in offener Communication.

Fig. 129—144. Querschnitte zweier gleich alter Embryonen mit 14 Ursegmenten. Fig. 129—136 dem einen, Fig. 137—144 dem anderen Embryo angehörig.

Fig. 129. Querschnitt durch die vordere Oeffnung des Medullarrohres. Die beiden Darmdivertikel sind vom Schnitte getroffen.

Fig. 130. Nachfolgender Querschnitt. Das rechte Divertikel fehlt hier schon; doch ist das Vorderende des Darmes (J) getroffen.

Fig. 131. Nachfolgender Querschnitt; auch das linke Divertikel ist nur mehr angeschnitten.

Fig. 132. Querschnitt aus der Region, wo später die erste kleine Oeffnung des Mundes durchbricht.

Fig. 133 und 134. Querschnitte durch die Region, wo die kolbenförmige Drüse angelegt wird.

Fig. 135. Querschnitt aus der Mitte des Rumpfes.

Fig. 136. Querschnitt, wo links die schief verlaufende Ursegmentgrenze angeschnitten ist.

Fig. 137. Querschnitt aus dem hinteren Viertel des Embryo, 12. Ursegment.

Fig. 138. Nachfolgender Schnitt. Rechterseits ist die Segmentgrenze getroffen.

Fig. 139. Querschnitt durch das 13. Ursegment.

Fig. 140. Querschnitt durch das hinterste, 14. Ursegment. Chorda nicht vollkommen abgegrenzt.

Fig. 141. Querschnitt durch die ungegliederten Mesodermfalten, die noch mit dem Darmlumen in offener Communication stehen.

Fig. 142. Querschnitt dicht vor dem Neuro-Intestinal-Canal.

Fig. 143. Querschnitt, der die Oeffnung des Canales in das Darmrohr trifft.

Fig. 144. Nachfolgender Querschnitt durch die hinterste Spitze des Körpers.

Fig. 145—151. Querschnitte durch eine Larve mit Mund und erster Kiemenspalte.

Fig. 145. Querschnitt dicht hinter der vorderen Medullarrohröffnung.

Fig. 146. Querschnitt durch den vorderen Rand der Mundöffnung.

Fig. 147. Querschnitt durch den hinteren Theil der Mundöffnung.

Fig. 148. Querschnitt dicht vor der ersten Kiemenspalte.

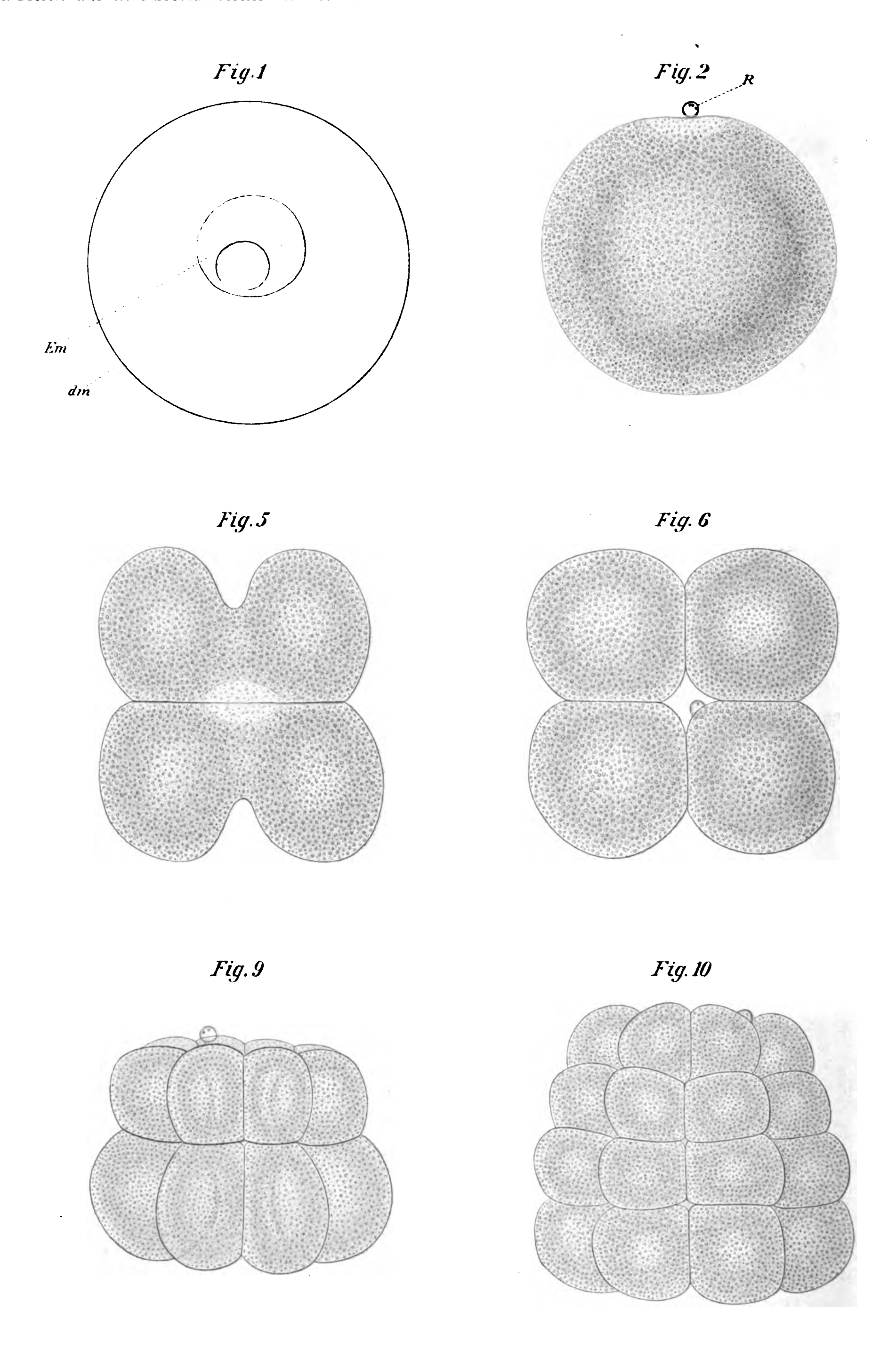
Fig. 149. Querschnitt durch die Kiemenspalte.

Fig. 150. Querschnitt durch die Mitte des Rumpfes.

Fig. 151. Querschnitt durch dieselbe Region stärker vergrössert ($\frac{600}{1}$). NF Nervenfibrillen, MF Muskelfibrillen.

Allgemeine Buchstabenbezeichnung auf Taf. I—IX.

Ch Chorda.
dm Dottermembran.
Div, dv vordere Darmdivertikel.
dv. r rechter Darmdivertikel.
dv. l linker Darmdivertikel.
Dr kolbenförmige Drüse, oder Anlage derselben.
Em Embryo.
Ect Ectoderm.
En Endoderm.
En H Endodermhöhle = Urdarmhöhle.
F H Furchungshöhle.
G m Gastrulamund.
J Darm.
K_1 erste Kiemenspalte.
Mes Mesoderm.
M F ungegliederte Mesodermfalte.
M P hintere Polzellen des Mesoderms.
M R Medullarrinne, Medullarrohr.
Msc Muskelfasern.
N Nervenrohr, Medullarplatte.
N F Faserstrang des Nervenrohres.
O Mund.
Oe vordere Oeffnung des Medullarrohres.
pig Pigmentfleck.
R Richtungskörper.
U S Ursegment.
I. U S, II. U S erstes Ursegment, zweites Ursegment.
V Gefäss.
v Rand der die Medullarplatte überwachsenden Schicht.



Hatschek del.

Verlag v. Alfred Hölder, K.K. Hof- u. Univ.

Fig. 3

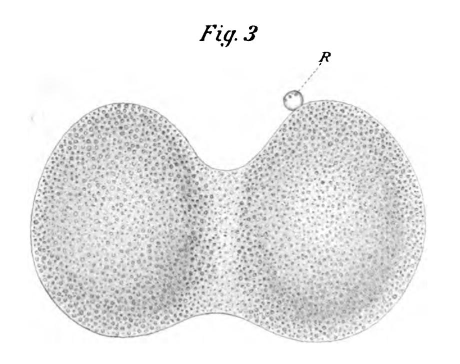


Fig. 4

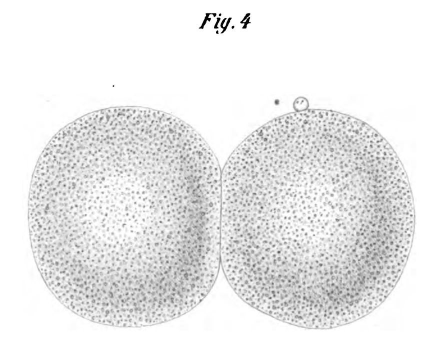


Fig. 7

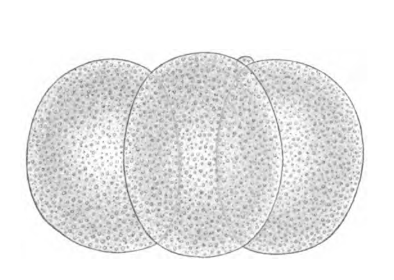


Fig. 8

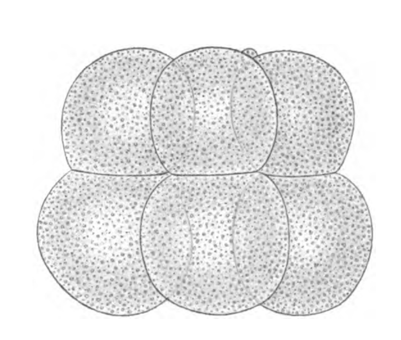


Fig. 11

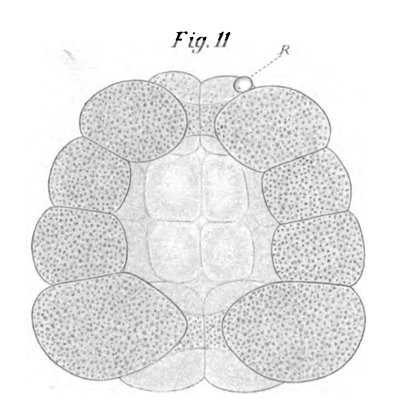
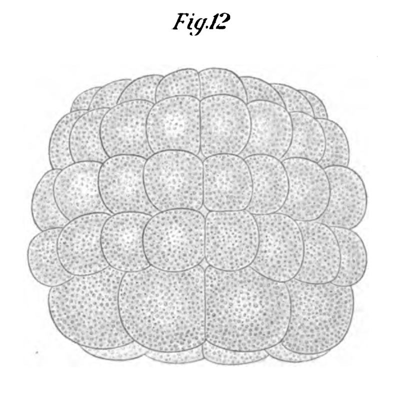
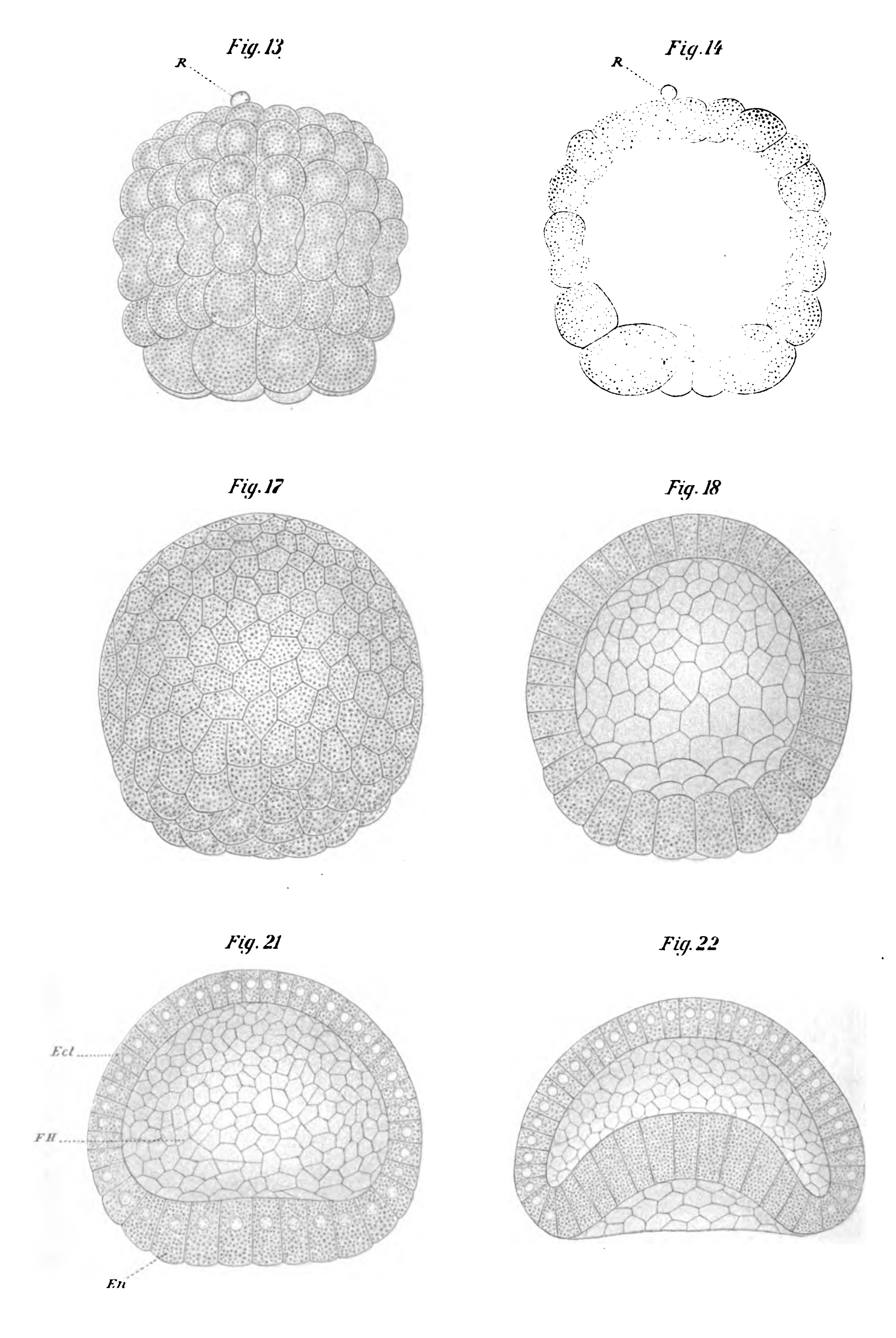


Fig. 12



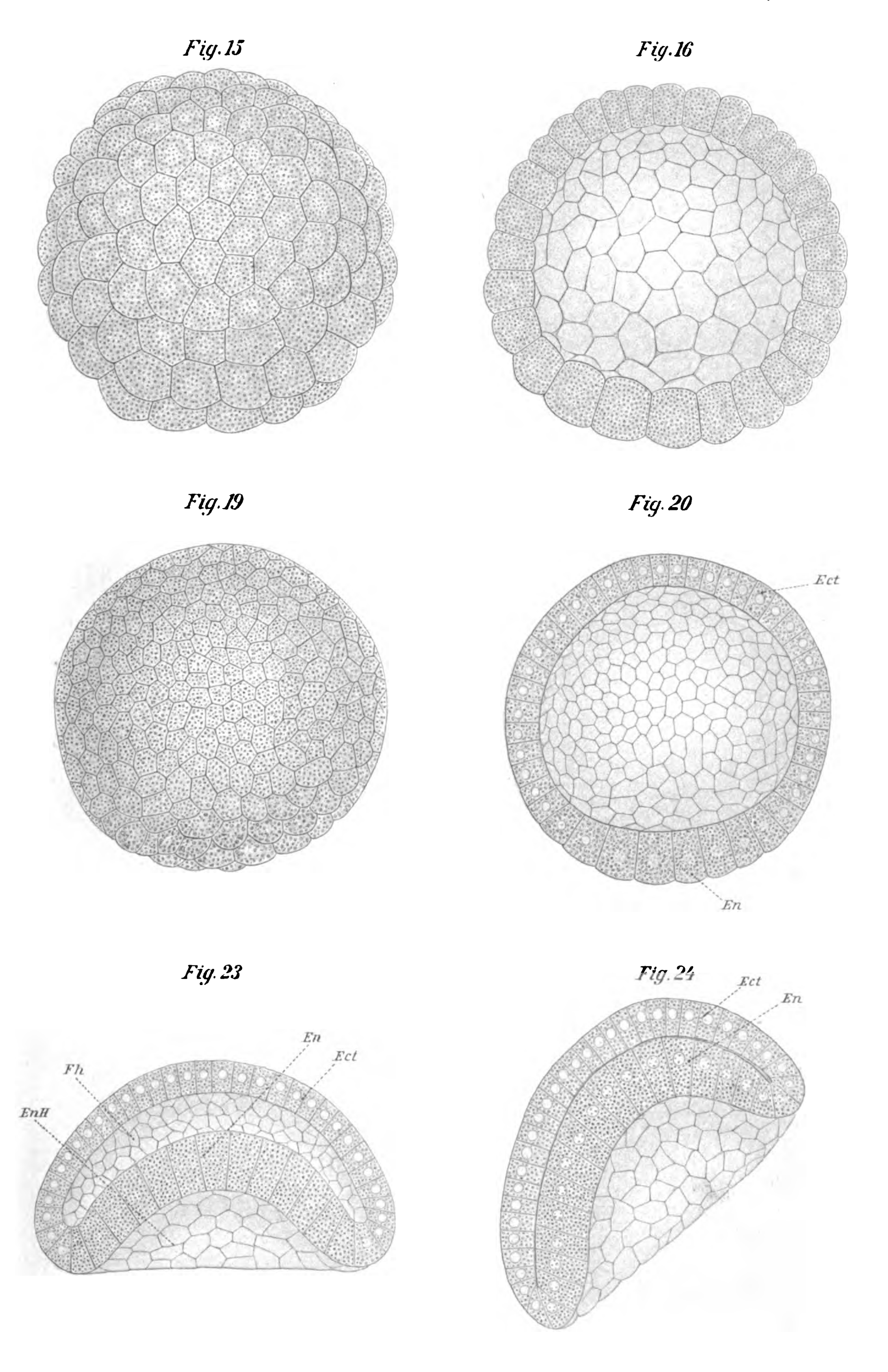
...ersitäts-Buchhandlung in Wien.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

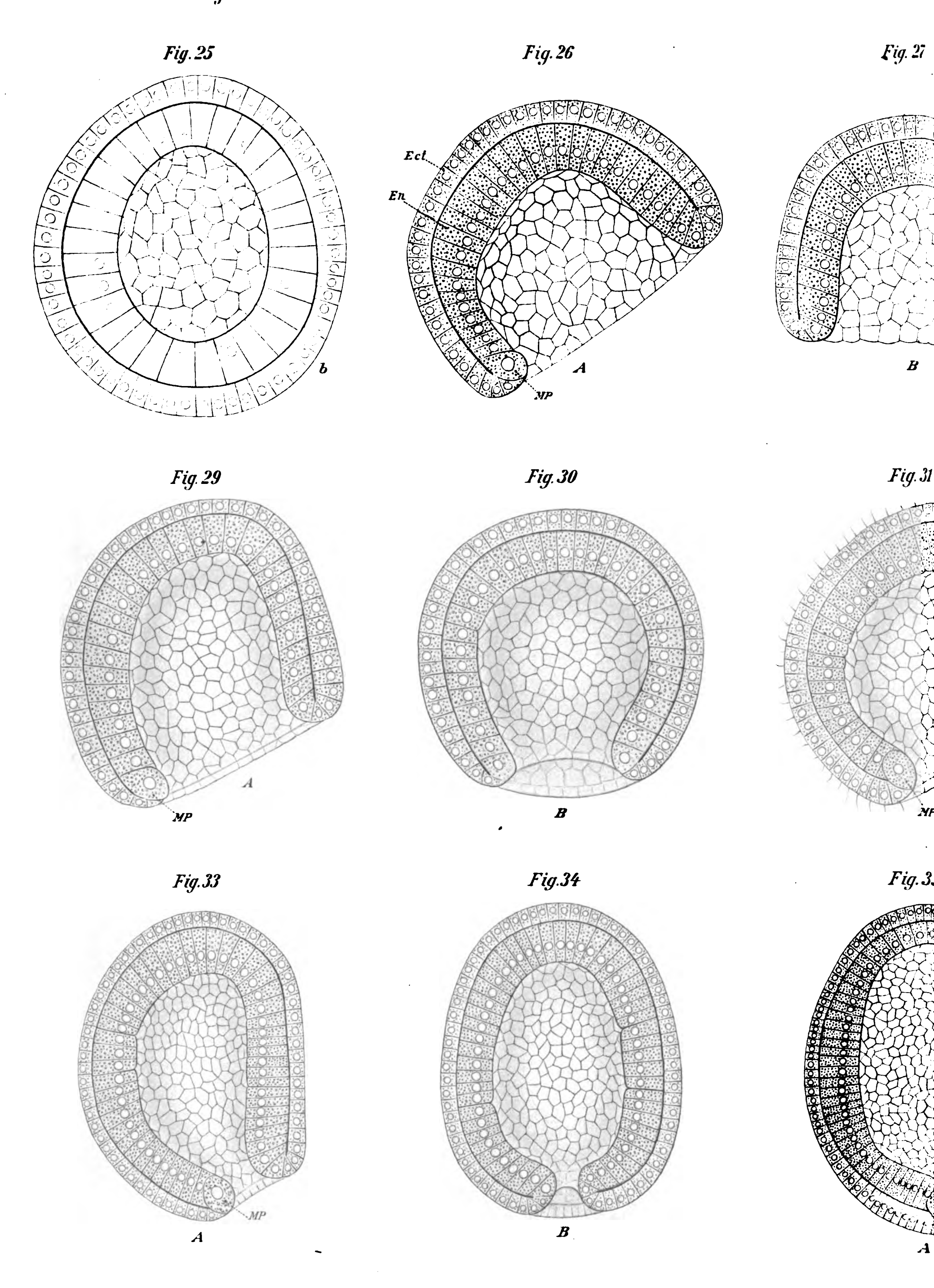


Hatschek del.

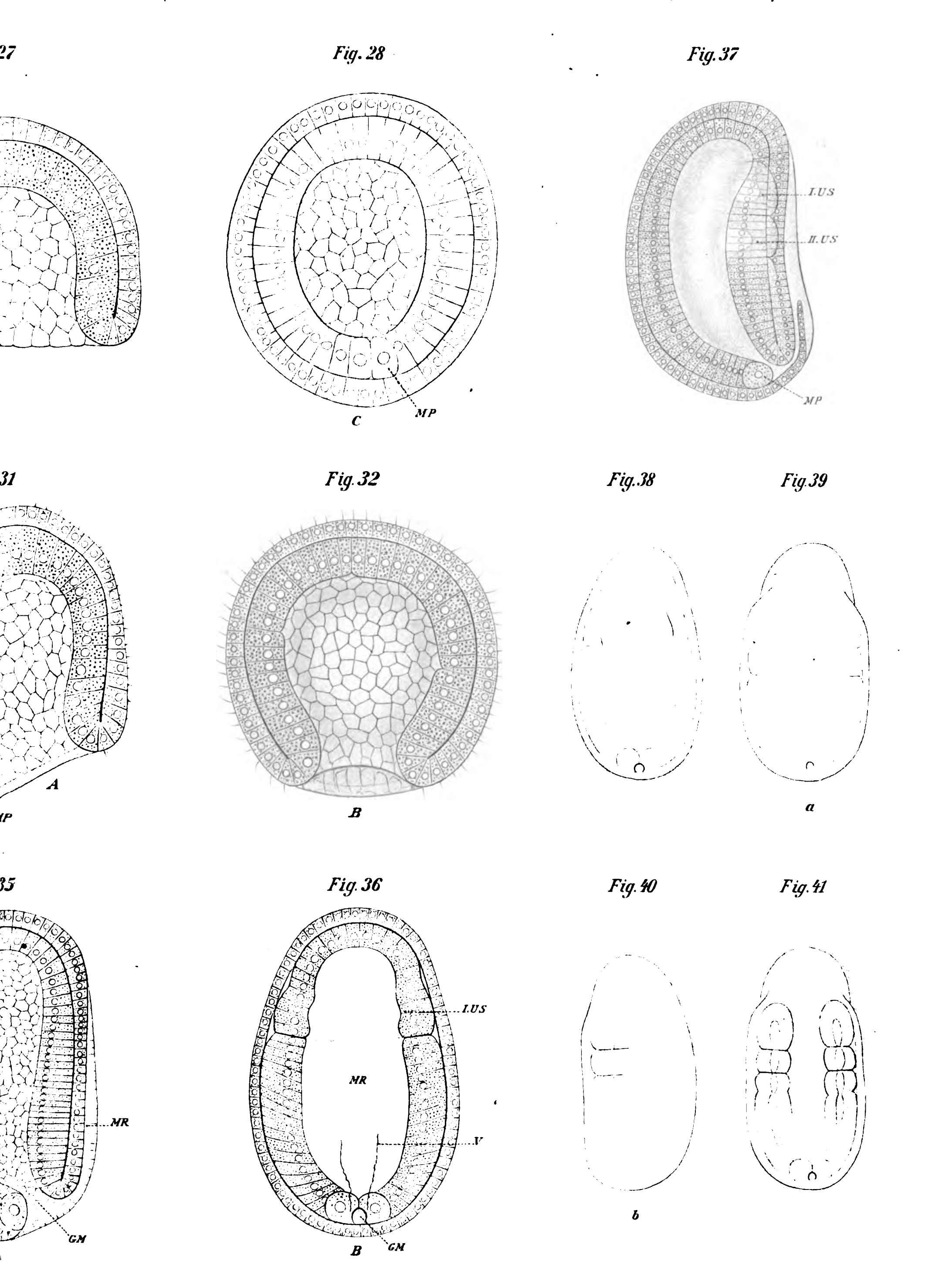
Verlag v. Alfred Hölder K.K. Hof u.

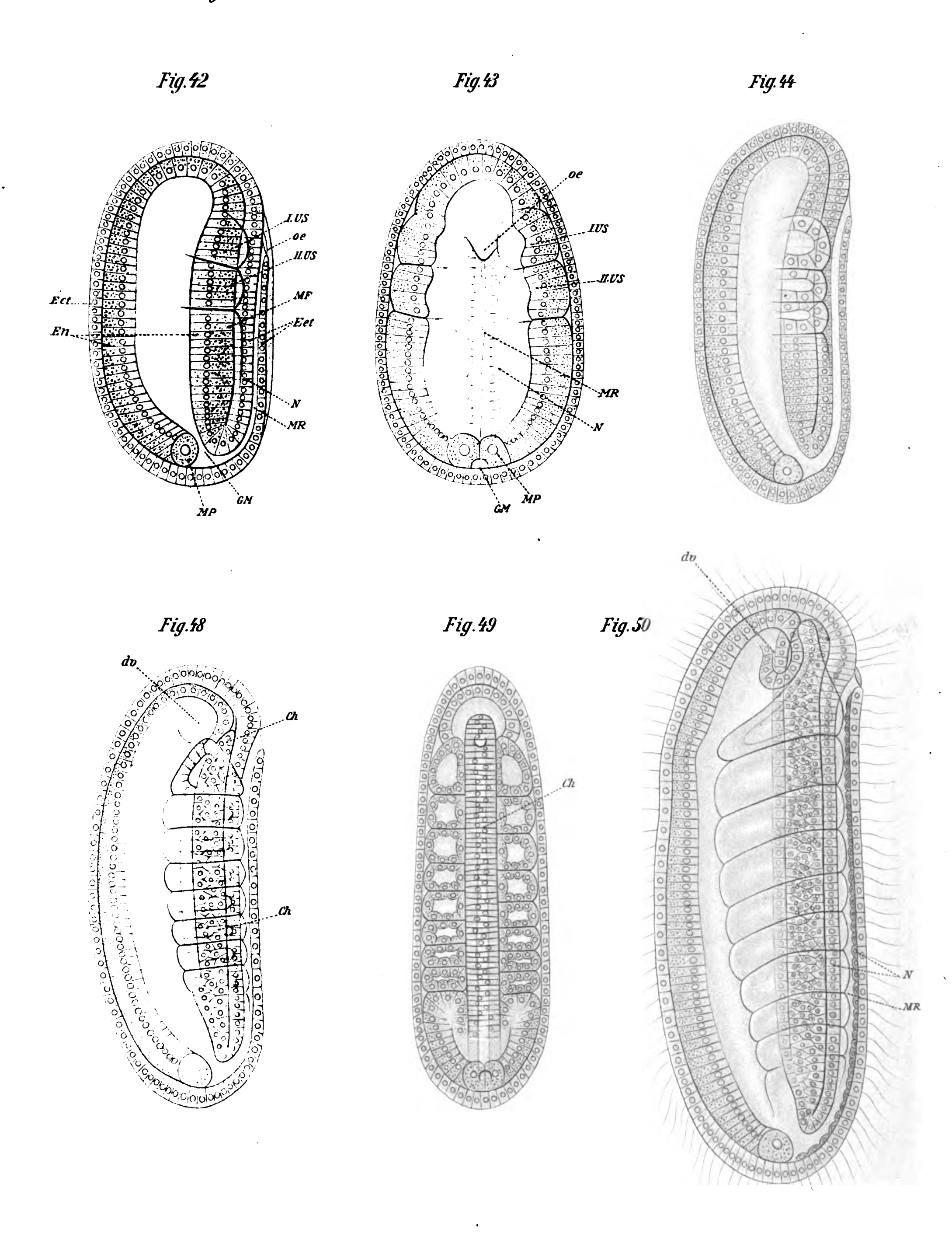


...iversitäts-Buchhandlung in Wien



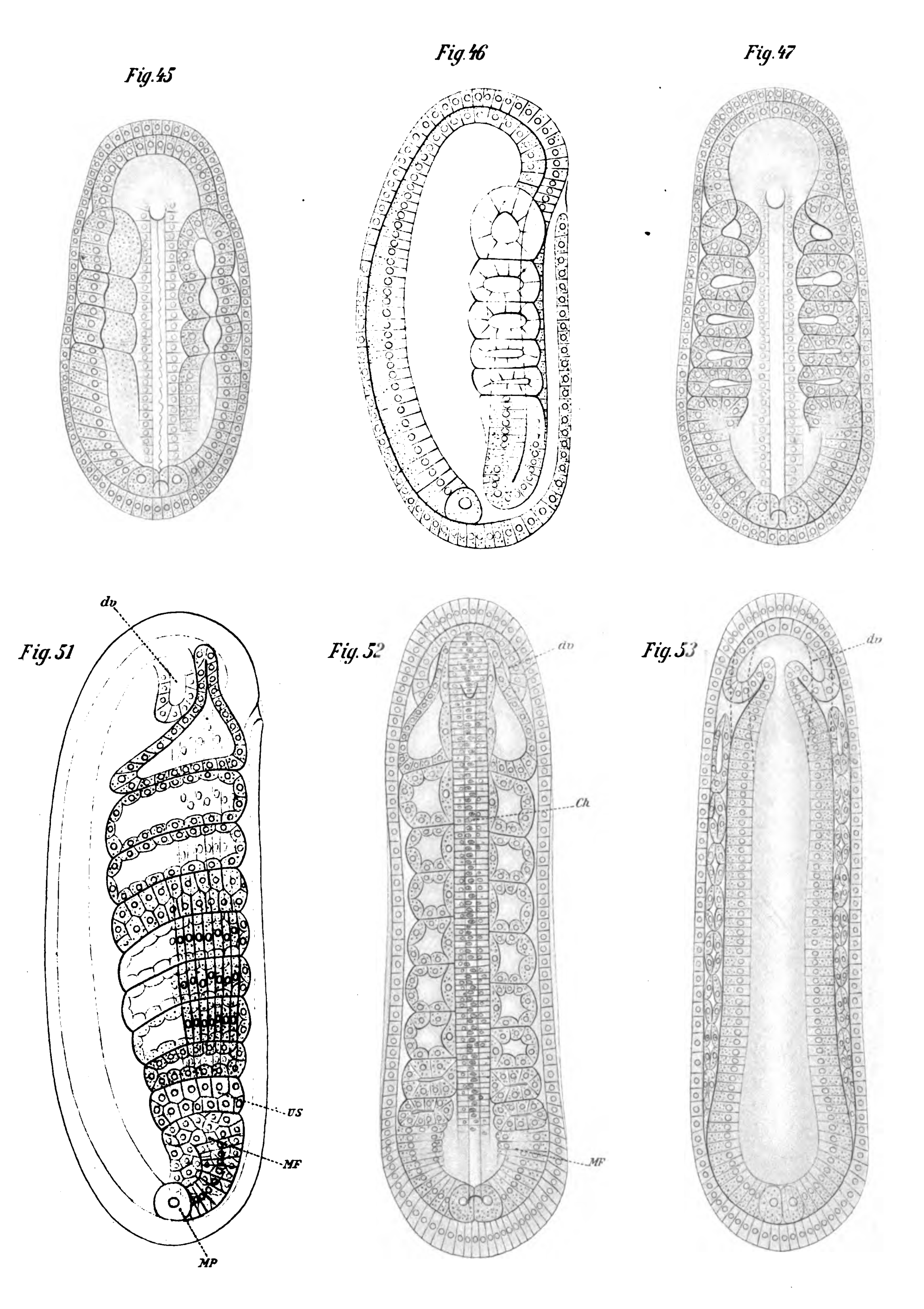
Verlag v. Alfred Hölder, k.k. Hof- u. Univ.


27
Fig. 28
C
MP
Fig. 37
I.US
II.US
MP
31
A
MP
Fig. 32
B
Fig. 38
Fig. 39
a
35
MR
GM
Fig. 36
I.US
MR
V
B
GM
Fig. 40
b
Fig. 41



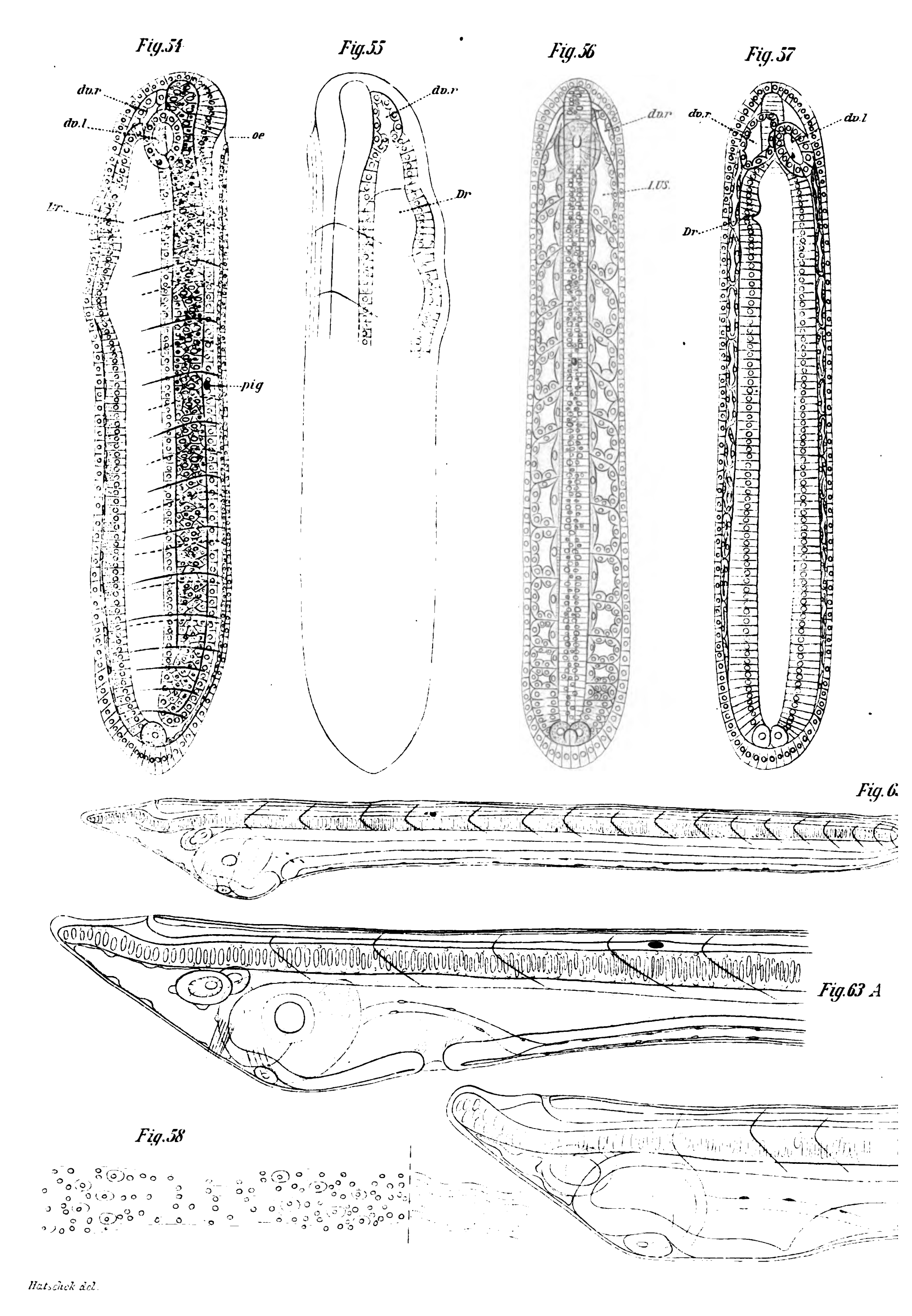
Hatschek del.

Verlag v. Alfred Hölder, K.K. Hof- u. Univ



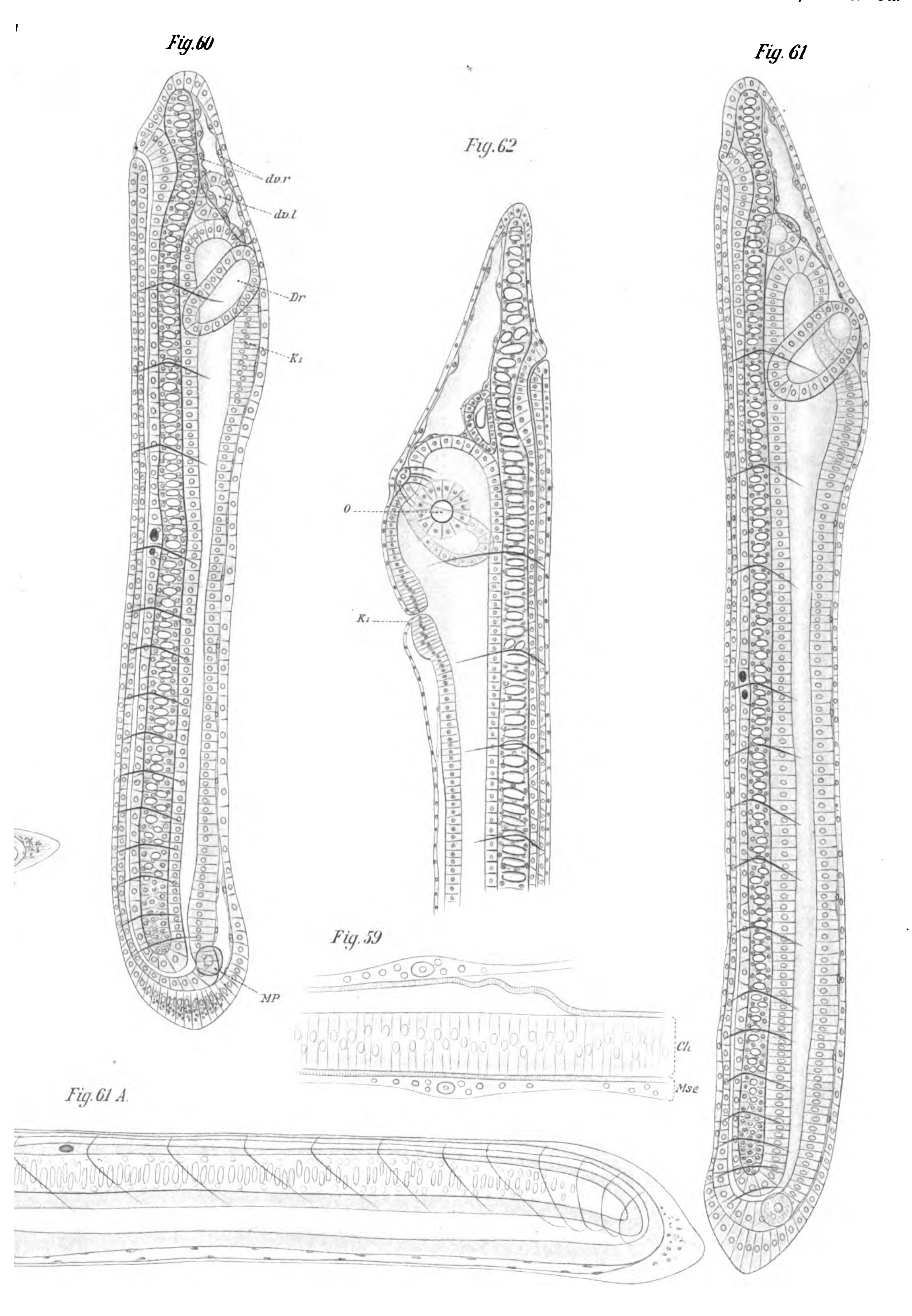
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

-sitäts-Buchhandlung in Wien.



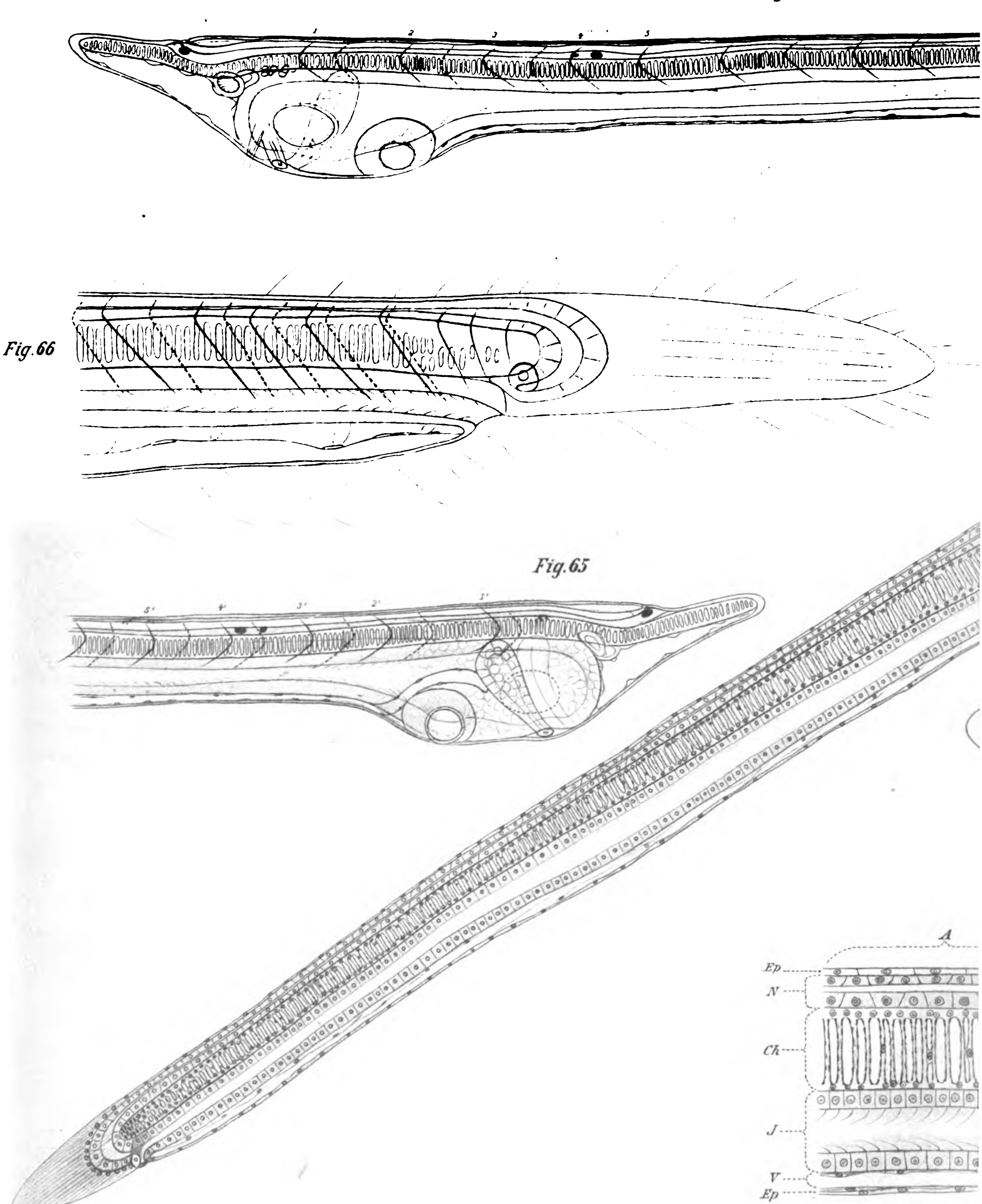
Hatschek del.

Verlag v. Alfred Hölder, K.K. Hof- u



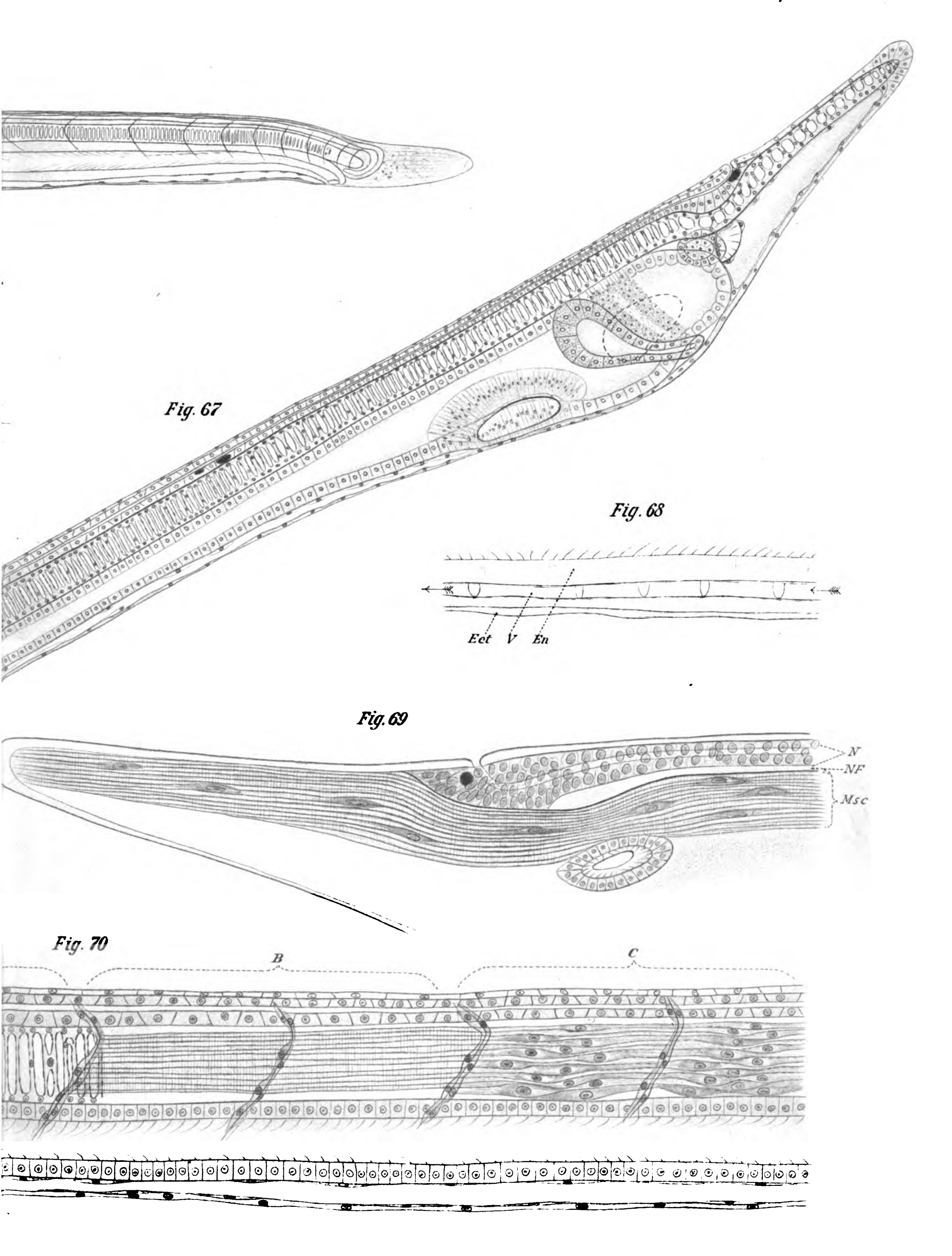
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

...iversitäts-Buchhandlung in Wien.

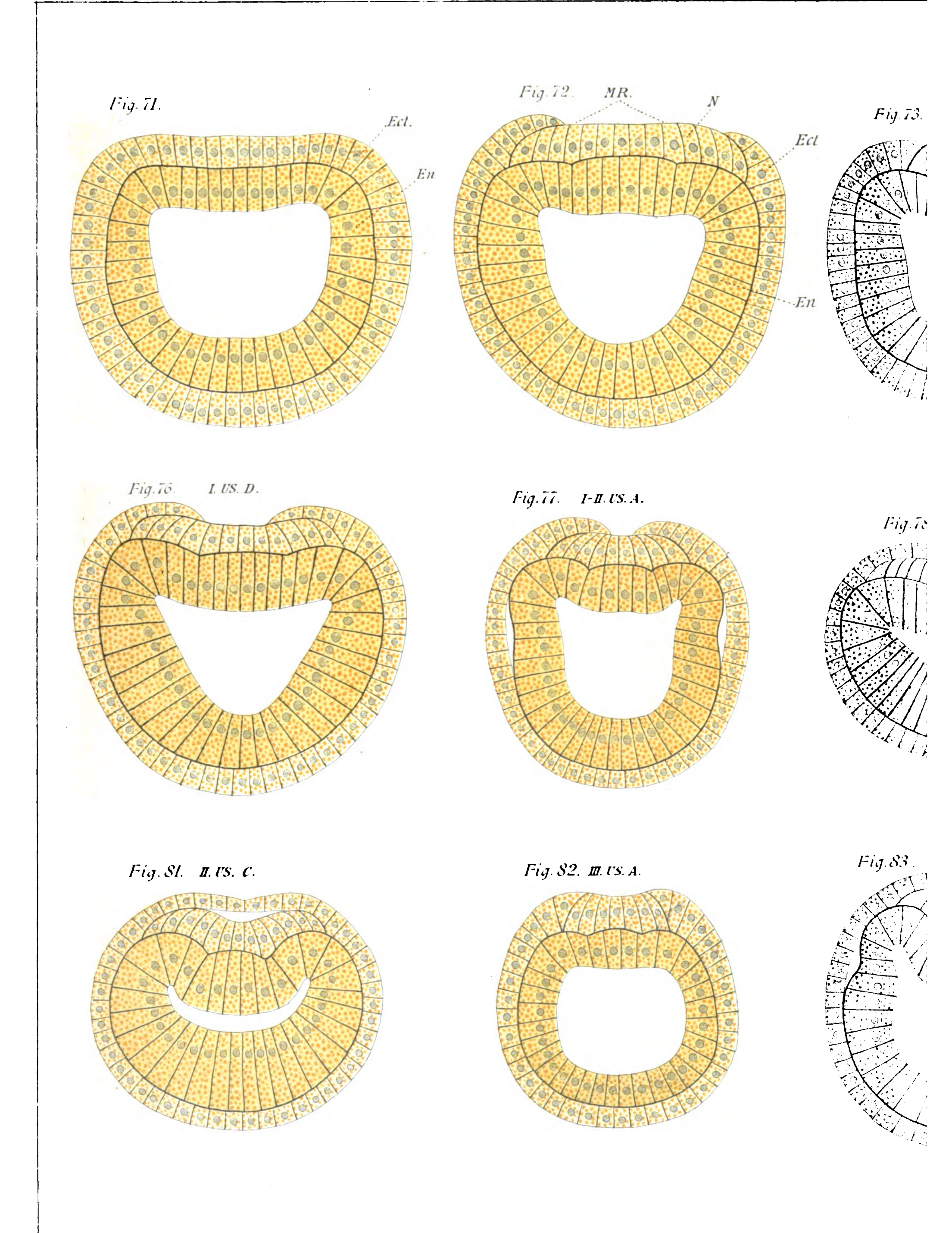


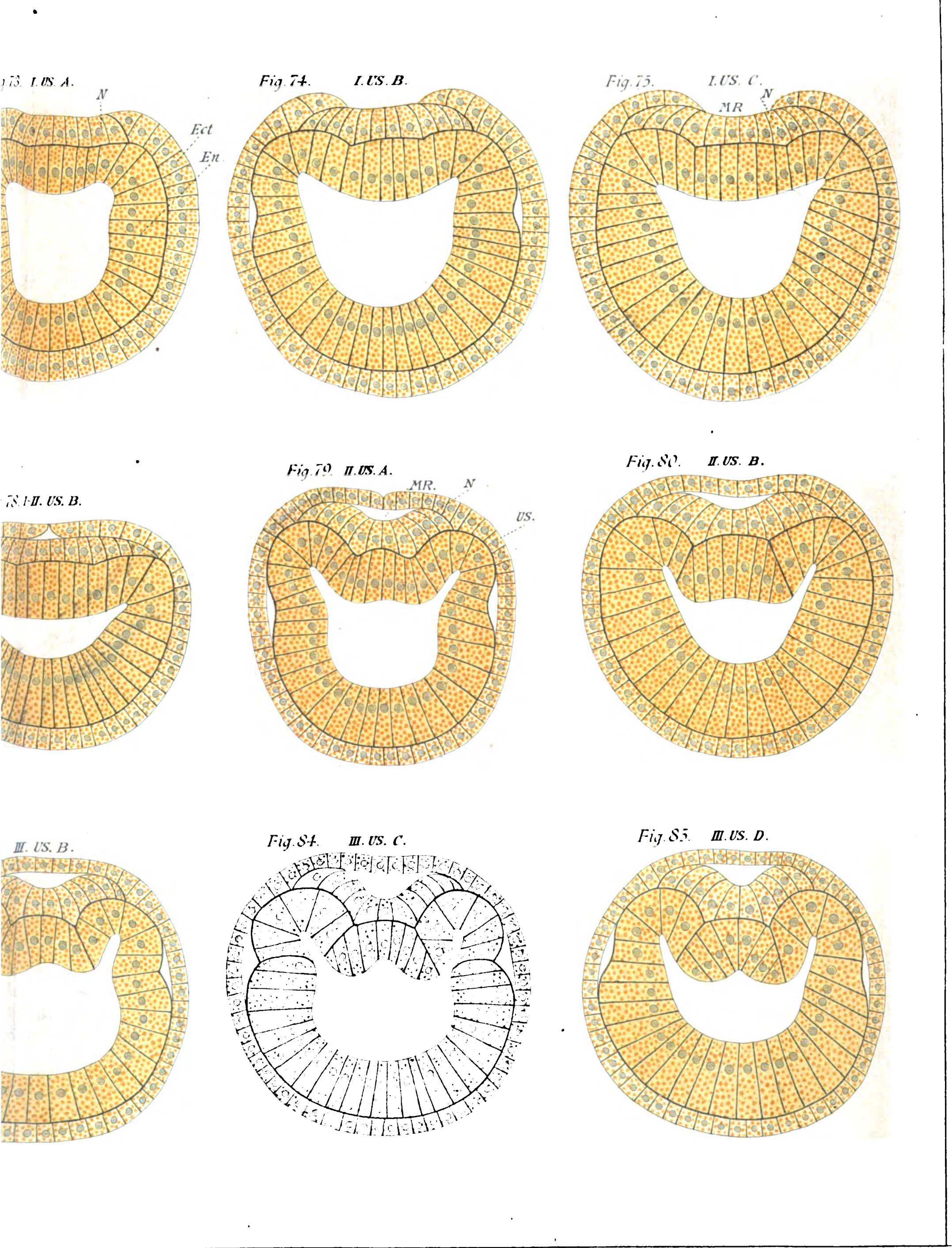
Hatschek del.

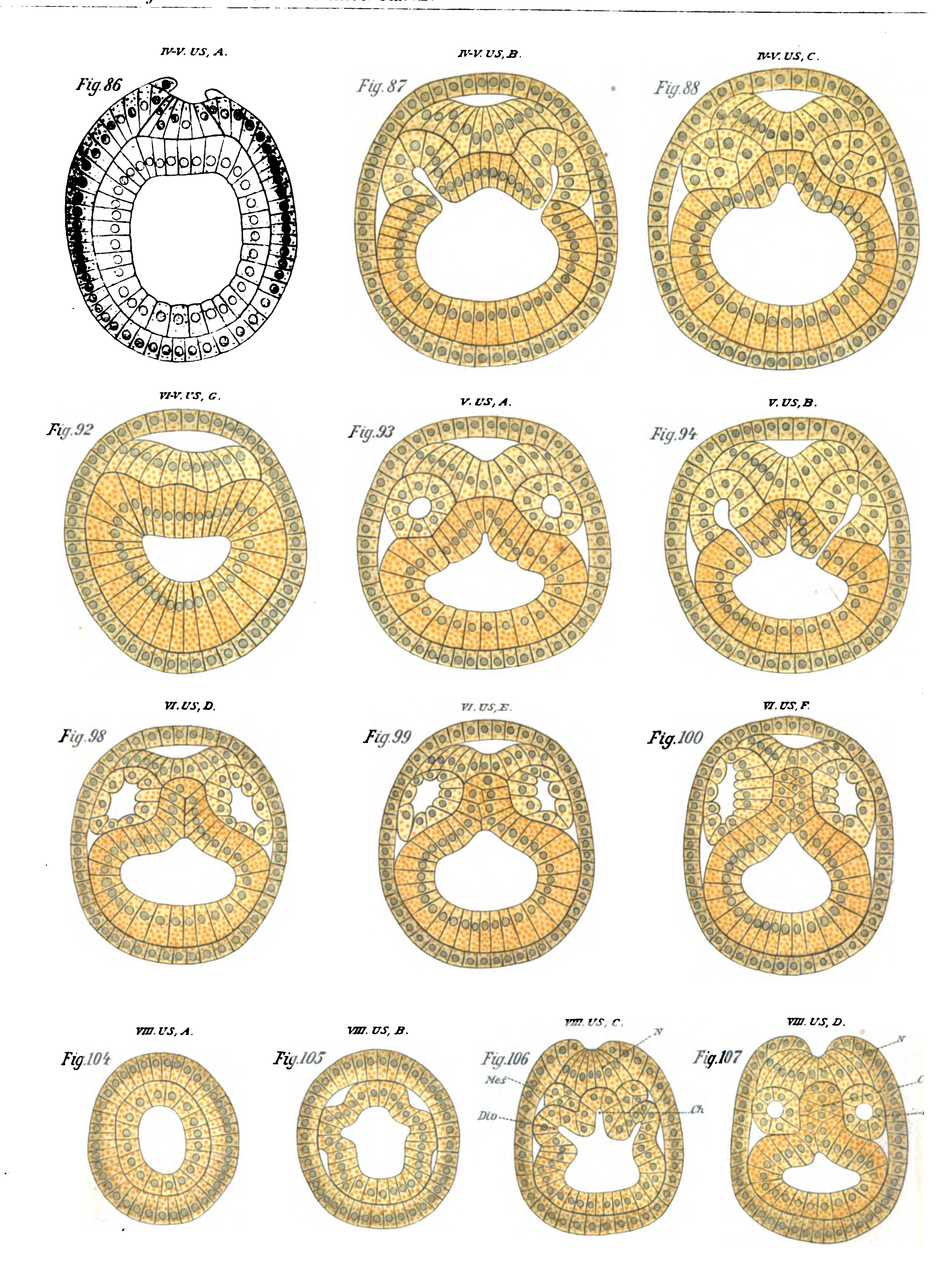
Verlag v. Alfred Hölder, K.K. Hof u.

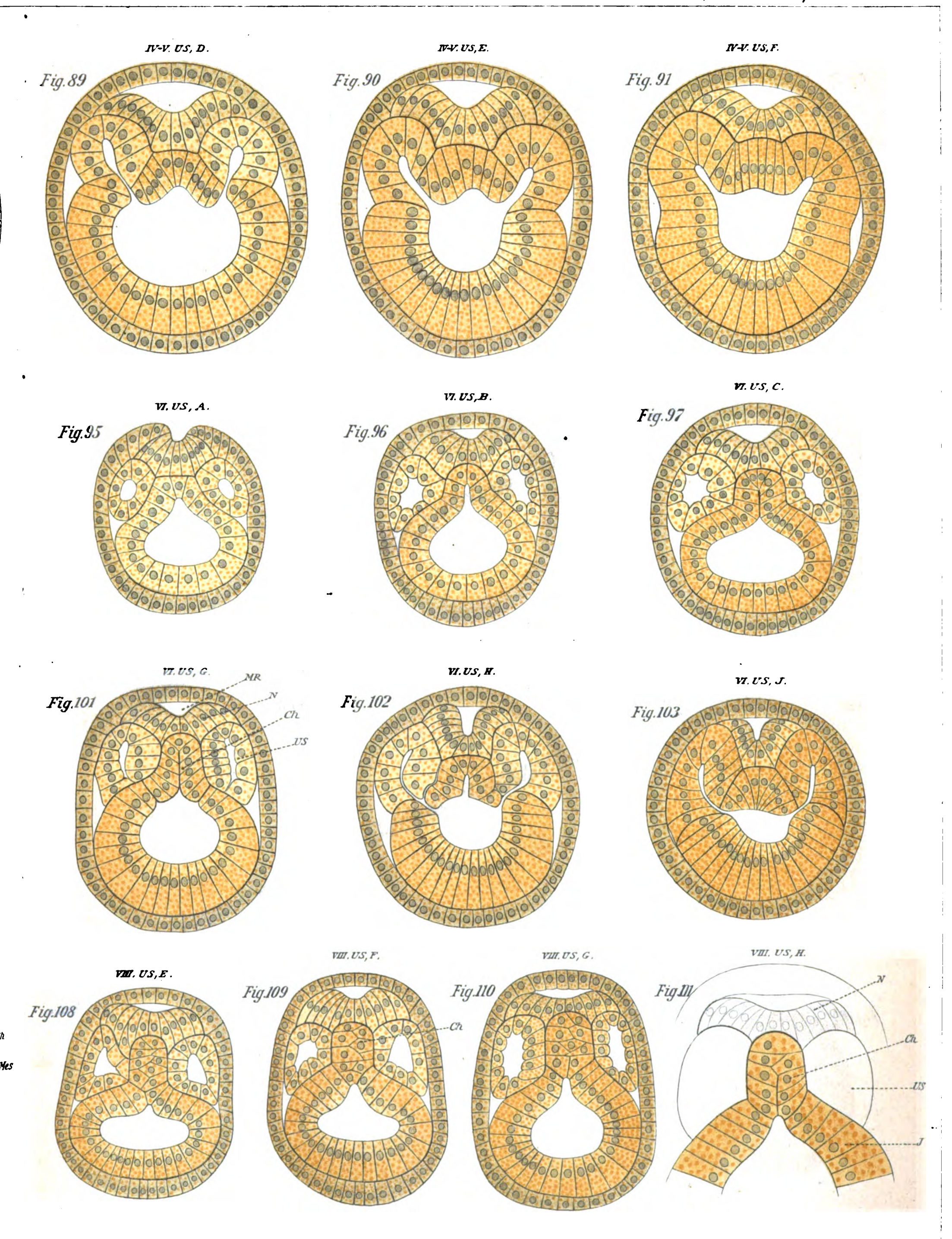


[U]niversitäts-Buchhandlung in Wien.
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt ¤M.

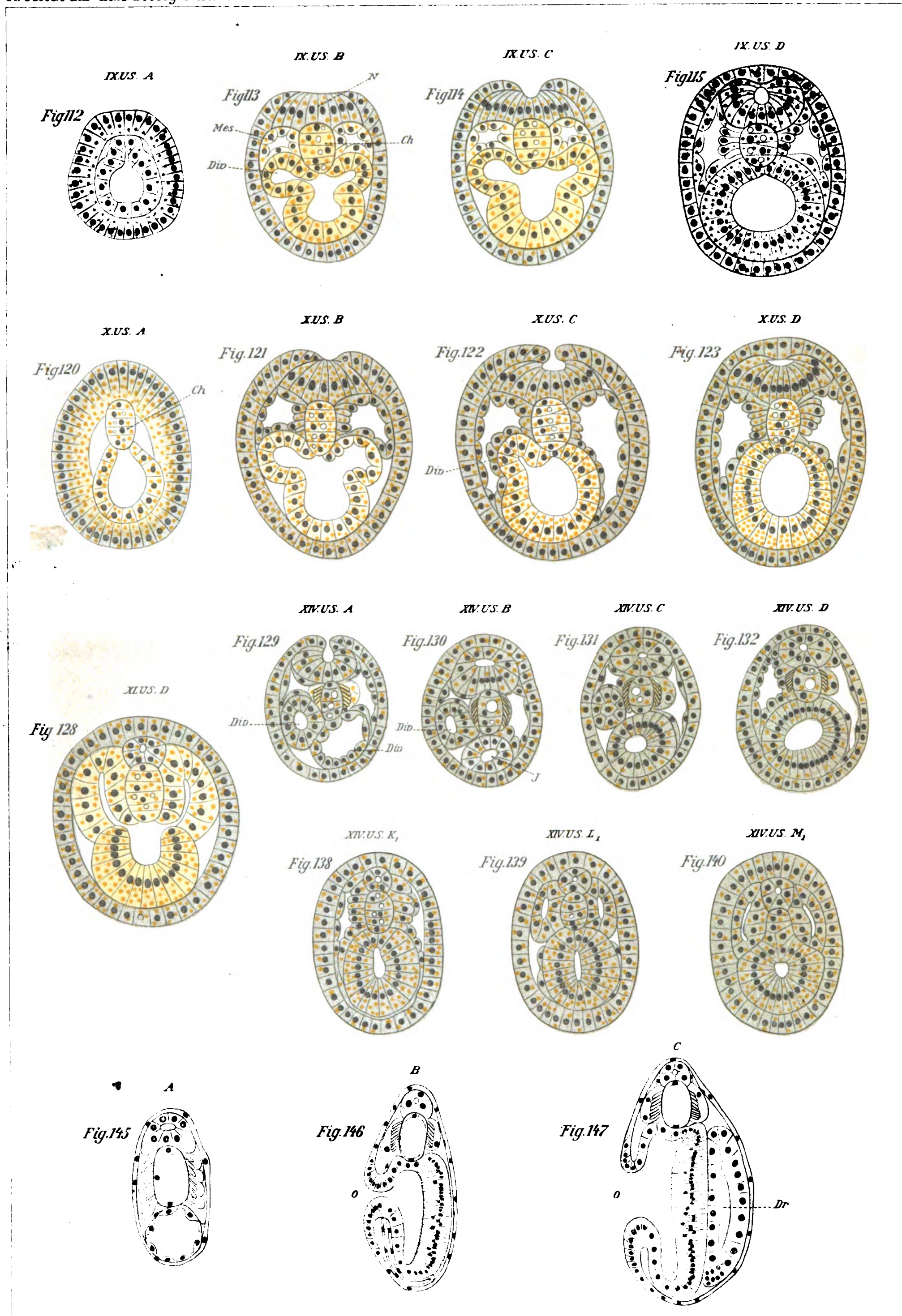

Fig. 71.
Ect.
En
Fig. 72.
MR.
N
Ect
En
Fig. 73.
Fig. 76.
I. US. D.
Fig. 77.
I-II. US. A.
Fig. 81.
II. US. C.
Fig. 82.
III. US. A.
Fig. 83.


Fig. 73. I. US. A.
N
Ect
En
Fig. 74. I. US. B.
Fig. 75. I. US. C.
N
MR
Fig. 78. I-II. US. B.
Fig. 79. II. US. A.
MR.
N
US.
Fig. 80. II. US. B.
III. US. B.
Fig. 84. III. US. C.
Fig. 85. III. US. D.

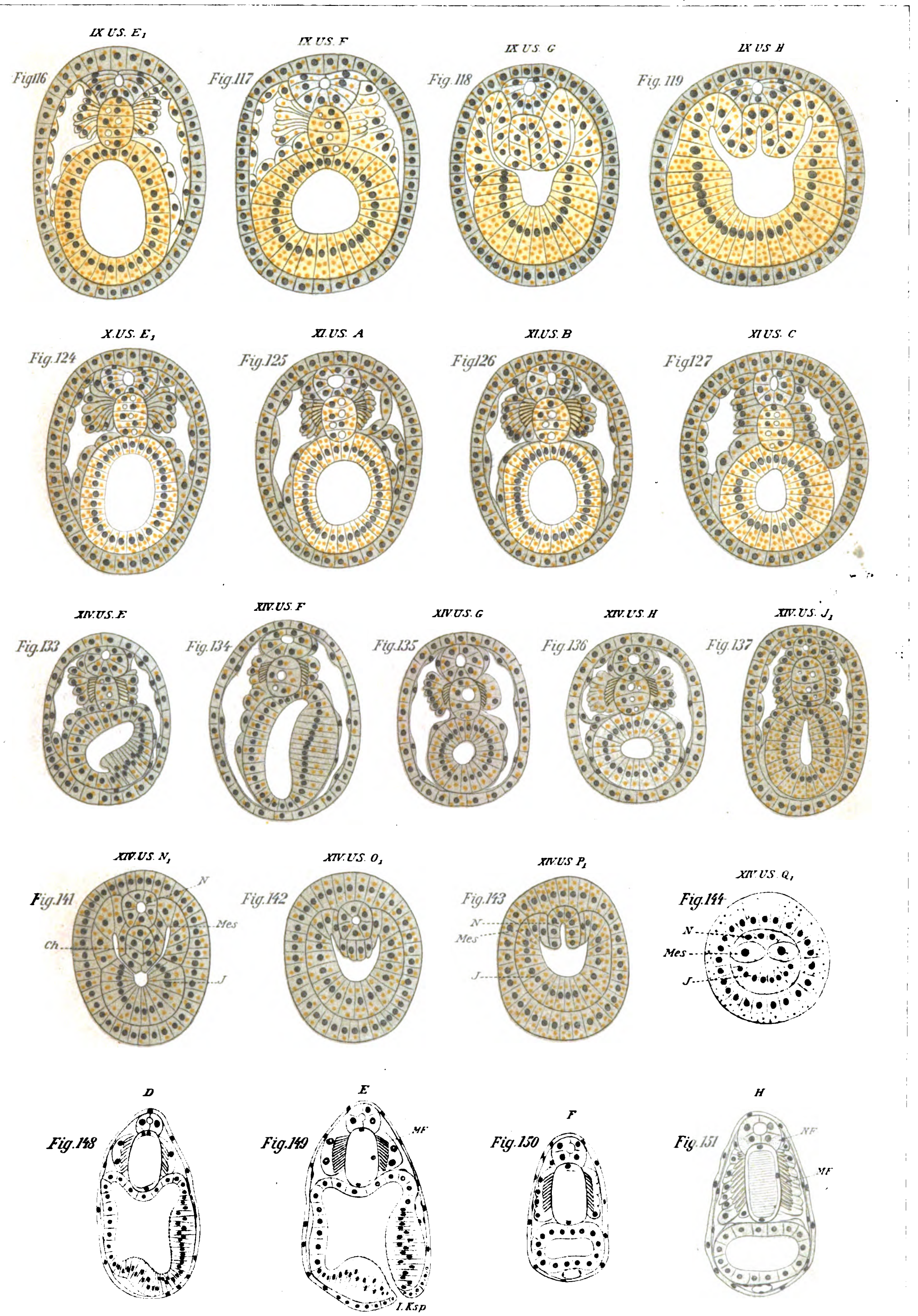

IV-V. US, A.
Fig. 86
IV-V. US, B.
Fig. 87
IV-V. US, C.
Fig. 88
VI-V. US, G.
Fig. 92
V. US, A.
Fig. 93
V. US, B.
Fig. 94
VI. US, D.
Fig. 98
VI. US, E.
Fig. 99
VI. US, F.
Fig. 100
VIII. US, A.
Fig. 104
VIII. US, B.
Fig. 105
VIII. US, C.
Fig. 106
N
Mes
Div
Ch
VIII. US, D.
Fig. 107
N



Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.



Verlag v. Alfred Holder K.K.Hof- u. Univ.



Universitäts-Buchhandlung in Wien.




UNIVERSITY OF MICHIGAN
3 9015 06970 2135

